АКАДЕМИЯ НАУК СССР

COMMONWEALTH INST.
ENTOMOLOGY LIBRARY
1 MAY 1955
SERIAL,
SEPARATE
Eu.447
EXD

# ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

том XXXIV, вып. 1

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
МОСКВА ☆ 1955

# ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ОСНОВАН АКАД. А. Н. СЕВЕРЦОВЫМ

РЕДАКЦИЯ:

Акад. Е. Н. ПАВЛОВСКИЙ (главный редактор), К. В. АРНОЛЬДИ (зам. главного редактора), Л. Б. ЛЕВИНСОН (ответственный секретарь), Б. С. ВИНОГРАДОВ, чл.-корр. АН СССР В. А. ДОГЕЛЬ, В. И. ЖАДИН, чл.-корр. АН СССР Л. А. ЗЕНКЕВИЧ, Б. С. МАТВЕЕВ, чл.-корр. АН СССР Г. В. НИКОЛЬСКИЙ, А. А. СТРЕЛКОВ

1955

ТОМ XXXIV январь—февраль ВЫПУСК

Адрес редакции:

Москва Б-64, Подсосенский пер., д. 21,

Издательство Академии наук СССР,

Редакция «Зоологического журнала»

# ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ОСНОВАН акад. А. Н. СЕВЕРЦОВЫМ

РЕДАКЦИЯ:

Акад. Е. Н. ПАВЛОВСКИЙ (главный редактор), К. В. АРНОЛЬДИ (зам. главного редактора), Л. Б. ЛЕВИНСОН (ответственный секретарь), Б. С. ВИНОГРАДОВ, чл.-корр. АН СССР В. А. ДОГЕЛЬ, В. И. ЖАДИН, чл.-корр. АН СССР Л. А. ЗЕНКЕВИЧ, Б. С. МАТВЕЕВ, чл.-корр АН СССР Г. В. НИКОЛЬСКИЙ, А. А. СТРЕЛКОВ

ТОМ XXXIV

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

МОСКВА ★ 1955

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIV 1955 ВЫП. 1

# КРУГ ЕСТЕСТВЕННЫХ ПЕРЕНОСЧИКОВ ТРАНСМИССИВНЫХ БОЛЕЗНЕЙ, ПОРАЖАЮЩИХ ЧЕЛОВЕКА

В. Н. БЕКЛЕМИШЕВ

Институт малярии и медицинской паразитологии Министерства здравоохранения СССР

## I. Предварительные замечания. Трехчленные паразитарные системы и их классификация

Наземных членистоногих так много, и они так вездесущи, что если искать среди них переносчиков, кажется, что опасность угрожает отовсюду. Мысль теряется среди множества предполагаемых врагов, наполняющих природу и проникающих в наши жилища. К счастью, мы уже начинаем проникать в закономерности переноса инфекции членистоногими и яснее видеть, откуда может исходить опасность. Попробуем установить не список переносчиков — что́ было бы громоздко и не наглядно,— но к р у г переносчиков, их основные типы и распределение отдельных типов по системе членистоногих. Это позволит видеть, какие группы членистоногих содержат уже изобличенных врагов и против каких групп мы должны быть настороже.

Напомним, что всякая трансмиссивная болезнь непременно предполагает систему по меньшей мере из трех организмов, связанных между собой тесными биологическими связями,— трехчленную паразитарную систему (Беклемишев, 1945). Первый из сочленов этой системы — паразит-возбудитель болезни, второй сочлен в рассматриваемых нами случаях — позвоночное-хозяин и третий — членистоногое-переносчик. Возбудитель, позвоночное-хозяин и переносчик связаны между собою множеством биоценологических связей (Беклемишев, 1951а).

Из всех связей членистоногого-переносчика с возбудителем болезни позвоночного с практической точки зрения нас в первую очередь интересуют косвенная топическая связь и косвенная трофическая связь между ними: облегчение членистоногим доступа возбудителю к его хозяину-позвоночному как к среде обитания и источнику пищи. В наиболее примитивных случаях мы можем наблюдать такие связи почти в чистом виде; в процессе дальнейшей эволюции между членами системы возникает ряд новых связей, и взаимодействие их становится значительно теснее.

Так, в случае возбудителей, паразитирующих во внутренней среде позвоночного (кровь, ткани), в эволюции взаимоотношений между возбудителем и членистоногим можно установить три ступени:

1. Членистоногое только создает ворота для проникновения возбудителя, повреждая покровы позвоночного: между членистоногим и возбудителем имеются только косвенная топическая связь (облегчение доступа к среде обитания) и косвенная трофическая связь (облегчение доступа к источнику пищи), тогда как форическая связь (перенос возбудителя в благоприятную для него среду) отсутствует. Например, иксодовый клещ или слепень, нанося глубокую ранку хозяину, открывают возможность для попадания туда бактерий даже в том случае, если сами и не заносят в рану на своих ротовых органах никаких возбудителей. По отношению к этим возбудителям

членистоногое явилось не переносчиком, а лишь создателем ворот инфекции, пролагателем путей.

2. Членистоногое не только создает ворота инфекции, но и вносит туда возбудителя. Помимо косвенных связей, топической и трофической, между ними возникает прямая форическая связь, благоприятная для возбудителя; однако в более примитивных случаях возбудитель в теле членистоногого не питается, прямой трофической связи между ними еще нет. В этом случае членистоногое является только механическим переносчиком данного возбудителя, в частности — механическим инокулятором (см. ниже). Такими механическими инокуляторами являются только что упомянутые слепни для сибиреязвенной палочки или для некоторых трипаносом. Наоборот, иксодовые клещи, как мы ниже увидим, механическими переносчиками «из крови в кровь» не бывают. Они могут механически заносить в рану лишь бактерий, случайно загрязнивших их хоботок[1], и являются в этом случае механическими пассивно-активными переносчиками (табл. 1; сочетание а — 4 в табл. 2).

3. Между членистоногим и возбудителем, помимо всех предыдущих типов связей, возникает и прямая трофическая связь: возбудитель во время пребывания в переносчике питается за его счет. В этом случае переносчик обозначается как физиологический, или специфический, переносчик. Таковыми являются некоторые слепни по отношению к Loa loa (Filariata) и иксодовые клещи по отношению к очень большому числу разнообразных возбудителей (пироплазмы, риккетсии, вирусы и пр.).

В случае паразитирования возбудителей в кишечнике позвоночного ряды развития взаимоотношений между возбудителем и членистоногим-переносчиком другие. Здесь создание членистоногим ворот инфекции отсутствует. Первичной является форическая связь, осуществляемая путем механического заноса возбудителя членистоногим в такие места, откуда он легко попадает в кишечник позвоночного-хозяина. Членистоногое является механическим контаминатором среды и пищи (табл. 2). Косвенная топическая и косвенная трофическая связи между возбудителем и переносчиком выступают здесь не самостоятельно, а являются лишь следствием прямой форической связи между ними.

При дальнейшей эволюции этой системы связей возбудитель, находясь в теле переносчика, может начать питаться за его счет — между ними возникает прямая трофическая связь, и членистоногое из механического становится физиологическим (специфическим) переносчиком. При этом, если членистоногое поедается позвоночным (будучи или не будучи в то же время его паразитом) и позвоночное именно этим путем заражается возбудителем, такое членистоногое из контаминатора пищи или среды превращается в пассивного или активно-пассивного переносчика (табл. 1).

Таблица 1

**Классификация переносчиков по источнику получения и способу передачи ими возбудителя**

В скобках приведены примеры трехчленных систем, обладающих переносчиком данного типа; название переносчика набрано курсивом)

| Позвоночное получает возбудителя | Членистоногое получает возбудителя | |
|---|---|---|
| | питаясь на позвоночном | из внешней среды |
| При укусе его членистоногим | Активный переносчик (например, Plasmodium — *Anopheles* — Homo) | Пассивно-активный переносчик (например, Habronema—*Stomoxys*—Equus) |
| Поедая членистоногое | Активно-пассивный переносчик (например, Hepatozoon — *Laelaps* — Rattus) | Пассивный переносчик (например, Dipylidium — *Trichodectes* — Canis) |
| Из внешней среды | Рассеиватель возбудителя (например, Rickettsia prowazeki—*Pediculus*—Homo) | Косвенный переносчик (например, Salmonella typhi — *Fannia* — Homo) |

Ввиду того, что иной возбудитель поражает и кишечный тракт, и внутреннюю среду позвоночного или может попадать во внутреннюю среду через кишечник, создается ряд промежуточных случаев, не перечисленных выше; с некоторыми из них мы встретимся в дальнейшем.

---

[1] Ввиду полной неспецифичности заносимой таким образом флоры на практике было бы трудно решить, занесен ли тот или иной возбудитель при помощи хоботка или попал в ранку в силу вторичного загрязнения.

Итак, трехчленными паразитарными системами в тесном смысле слова являются такие системы, в которых возбудитель по очереди паразитирует в обоих хозяевах — позвоночном и членистоногом. Понимая их в расширенном смысле, мы относим к их числу и те трехчленные системы, в которых возбудитель паразитирует за счет позвоночного, а переход паразита от одной особи позвоночного к другой осуществляется при помощи членистоногого, за счет которого возбудитель, однако, не питается и по отношению к которому не является паразитом, т. е. при помощи механического переносчика.

Случаи создания членистоногим только ворот инфекции мы в дальнейшем не рассматриваем.

В табл. 1 дана классификация переносчиков (принимая во внимание и механических переносчиков), в основу которой положены способы перехода возбудителя от членистоногого к позвоночному и обратно. Рассмотрим шесть групп переносчиков, устанавливаемых этой таблицей.

1. Активные переносчики, питаясь за счет позвоночного, черпают возбудителей из его тела и активно вносят их в его тело. Активные переносчики могут быть специфическими (например, комары по отношению к плазмодиям) или механическими (например, слепни по отношению к сибиреязвенной палочке). Все специфические и бо́льшая часть механических активных переносчиков являются кровососами, хотя бы факультативными.

2. Пассивно-активные переносчики черпают возбудителя из внешней среды и активно вводят его в позвоночное, питаясь на последнем. Специфические переносчики этого типа (табл. 1) — редки. Механическими переносчиками, сюда относящимися, являются, например, подлизывающие мухи, загрязняющие хоботок во внешней среде и заносящие затем микробов на раны и слизистые оболочки.

3. Активно-пассивные переносчики черпают возбудителя из тела позвоночного и пассивно передают его другой особи последнего, будучи ею съедены. Сюда относятся случаи паразитических членистоногих, поедаемых позвоночным-хозяином. При некоторых возбудителях (Pasteurella pestis) этот путь существует наряду с активным переносом и, таким образом, является факультативным. В других случаях он является единственным и, следовательно, облигатным (Hepatozoon — Laelaps — Rattus). В эпидемиологии болезней человека облигатных переносчиков этого типа не существует.

4. Пассивные переносчики черпают возбудителя из внешней среды и пассивно передают его позвоночному-хозяину, будучи съедены последним. В этой группе много специфических переносчиков (табл. 1), но человек во всех подобных случаях может стать лишь случайным хозяином, поскольку наземных членистоногих из собственного окружения обычно не ест. Случаи механического переноса такого рода мыслимы — например, случайное проглатывание мухи, несущей на своих покровах возбудителей кишечных инфекций человека. Однако в обычной обстановке такие случаи редки и самостоятельного эпидемиологического значения не имеют.

В следующие две группы входят те трехчленные паразитарные системы, при которых позвоночное черпает возбудителя из внешней среды, а роль членистоногого заключается в переносе этого возбудителя в ту позицию, в которой обеспечена его встреча с позвоночным-хозяином.

5. Рассеиватели возбудителя черпают его из организма позвоночного-хозяина и рассеивают его во внешней среде, откуда его и заполучает хозяин. Такая передача весьма несовершенна и имеет ограниченное распространение. Специфическим переносчиком такого рода является вошь по отношению к риккетсиям сыпного тифа (контаминация риккетсиями поверхности тела и белья человека, откуда они могут втираться в кожу или заноситься на слизистые). Механическими переносчи-

ками этого типа могут явиться мухи и, может быть, слепни (табл. 2, сочетания 1, г и 2, г), но большого значения эта их деятельность не имеет.

6. Косвенные переносчики черпают возбудителя из внешней среды и оставляют его также во внешней среде, но в местах, лучше обеспечивающих его попадание в организм позвоночного. Типичный пример подобного рода представляет перенос синантропными мухами бактерий человека из фекалий на пищу и предметы обихода.

Из шести рассмотренных групп наиболее многочисленными являются группы активных, пассивных и косвенных переносчиков. Из них пассивные переносчики в основном являются промежуточными хозяевами гельминтов и нами в дальнейшем не рассматриваются.

Активные переносчики бывают и специфическими и механическими. Косвенные переносчики все являются механическими или близки к таковым. Пассивно-активные переносчики имеют для человека значение главным образом как механические переносчики этого типа. Активно-пассивные в эпидемиологии человека почти не имеют значения, и, наконец, рассеиватели возбудителя имеют некоторое значение главным образом благодаря переносу этим способом Rick. prowazeki человека.

## II. Специфические переносчики

Круг специфических переносчиков болезней наземных позвоночных довольно тесно очерчен (Беклемишев, 1948). Все они — кровососы из числа насекомых или клещей [2]. Среди некровососущих паразитических членистоногих специфическими переносчиками в виде исключения являются лишь некоторые подлизывающие виды рода Musca по отношению к нематодам Habronema и Thelasia. Но последние среди возбудителей, активно передаваемых специфическими переносчиками, занимают совершенно исключительное место, так как в отличие от всех остальных не являются паразитами внутренней среды позвоночного (Habronema живет в кишечнике лошади, Thelasia — в конъюнктивальном мешке глаза коровы). Что касается непаразитических членистоногих, то они могут быть либо пассивными переносчиками, которых мы здесь не рассматриваем, либо косвенными переносчиками. А последние являются механическими переносчиками или ушли от них недалеко.

Все отряды и большинство семейств кровососущих насекомых содержат специфических переносчиков. Вероятно, то же относится и к клещам, но многие семейства кровососущих клещей в этом отношении еще не изучены, как и отдельные семейства кровососущих насекомых.

Между древностью кровососания в какой-либо группе членистоногих и разнообразием ее связей с возбудителями существует прямая корреляция, хотя однозначной зависимости и нет. В общем и целом, чем древнее кровососание в данной группе, тем больше существует разных групп возбудителей и отдельных представителей в каждой из них, для которых представители данной группы кровососов являются специфическими переносчиками. Наибольшим числом и разнообразием связей с возбудителями обладают древнейшие из наземных кровососов — паразитиформные клещи (Gamasoidea и Ixodoidea), начало кровососания которых восхо-

---

[2] Заметим, что переносчики болезней первично-водных позвоночных принадлежат к совсем другим группам беспозвоночных — к ракообразным, пиявкам, может быть — к нематодам. Пиявки еще имеют значение в переносе возбудителей болезней амфибий и рептилий, нематоды, быть может,— даже и в передаче вирусных заболеваний теплокровных. Есть один замечательный случай крылатого переносчика, не принадлежащего к насекомым,— таковым для вируса бешенства и некоторых трипаносом копытных являются вампиры — кровопьющие летучие мыши Южной Америки. С точки зрения жизненного цикла возбудителя, рассматривать вампира как переносчика, в сущности, неправильно, но с эпидемиологической точки зрения, аналогия с настоящими переносчиками очень эффектна.

дит, быть может, к верхнему палеозою. Они являются переносчиками всех главных групп возбудителей трансмиссивных болезней, кроме жгутиконосцев и бартонелл. На втором месте стоят низшие (прямошовные) двукрылые (комары, москиты, мокрецы, мошки и слепни), кровососание которых возникло, вероятно, в первой половине мезозоя; среди них комары и москиты являются специфическими переносчиками вирусов, жгутиконосцев, споровиков и филярий.

Третье место занимают две группы кровососущих насекомых, возникшие, вероятно, в конце мезозоя и эволюционировавшие главным образом в третичную эпоху,— блохи и Anoplura (пухоеды и вши). Блохи являются специфическими переносчиками жгутиконосцев, бактерий, риккетсий и бартонелл, Anoplura — риккетсий, бартонелл и бактерий (передача спирохеты возвратного тифа человеческой вошью является, очевидно, вторичным и недавним приобретением). Наиболее специализованные из кровососущих высших (круглошовных) мух, начало кровососания которых восходит, вероятно, к первой половине третичной эпохи, передают жгутиконосцев (цеце, кровососки) и споровиков (кровососки). Менее специализованные кровососущие и подлизывающие мухи являются специфическими переносчиками лишь некровяных нематод (Thelasia; Habronema) (Дербенева-Ухова, 1952). Клопы-триатомиды, с их также не столь древним кровососанием, передают только жгутиконосцев (Schizotrypanum cruzi), клещи-краснотелки — только риккетсий (краснотелки — в основном паразиты насекомых, и паразитирование на позвоночных, вероятно, является у них сравнительно недавним приобретением).

Для ряда отдельных семейств их связи с возбудителями почти или совсем не изучены, и намеченная картина в дальнейшем, несомненно, уточнится. Но и сейчас в общих чертах она ясна.

Круг возбудителей, обладающих специфическими переносчиками из числа наземных членистоногих [3], также строго очерчен (Беклемишев, 1949). Как выше указано, почти весь он образован паразитами внутренней среды позвоночных (исключение — немногие нематоды). Сюда относятся ряд вирусов и большинство риккетсий позвоночных, вероятно, все бартонеллы, очень немногие бактерии и значительное число спирохет, далее — большинство трипаносомид и все гемококцидии и гемоспоридии наземных позвоночных, все филярии и, в виде исключения,— немногие другие вышеупомянутые нематоды.

Каждая группа возбудителей связана лишь с определенными группами специфических переносчиков. Для вирусов таковыми являются только древнейшие из кровососов — паразитиформные клещи и прямошовные двукрылые. Риккетсии переносятся паразитиформными клещами-краснотелками, блохами, вшами и пухоедами, т. е. только длительно или часто сосущими животными; ни одно летающее насекомое не является специфическим переносчиком риккетсий. Бартонеллы, насколько известно, передаются вшами, пухоедами и блохами. Вообще, ни одно двукрылое с двойственным питанием не является специфическим переносчиком риккетсий, бартонелл, бактерий и спирохет. Специфическими переносчиками кровяных бактерий (туляремия, чума) являются паразитиформные клещи, блохи и вши, т. е. почти все те же группы, что и для риккетсий: однако возможности механического переноса для бактерий гораздо шире. Специфическими переносчиками трансмиссивных трипаносомозов наземных позвоночных являются исключительно насекомые, и притом представители всех отрядов насекомых, содержащих кровососущие формы, кроме Anoplura. Переносчиками кровяных споровиков являются только паразитиформные клещи и кровососущие двукрылые, главным образом прямошовные. Филяриатозы переносятся паразитиформными клещами и

---

[3] Возбудители, передаваемые чисто пассивными переносчиками, здесь не рассматриваются.

прямошовными двукрылыми, другие трансмиссивные нематодозы — высшими мухами.

Вирусы, филярии и кровяные споровики, передаваемые паразитиформными клещами и прямошовными двукрылыми, т. е. древнейшими из кровососов наземных позвоночных, являются весьма древними группами кровяных паразитов амниот, вероятно, унаследованными последними от низших позвоночных (анамний). Трипаносомозы наземных позвоночных исторически (геологически), вероятно, гораздо моложе. Они распространялись на позвоночных от кровососущих насекомых по мере перехода отдельных групп насекомых к кровососанию и имеют, очевидно, одни — мезозойский (лейшманиозы, Н. И. Латышев), другие — третичный возраст. Рассматриваемые здесь бактериозы (чума, туляремия) — еще моложе и не являются даже облигатно-трансмиссивными болезнями. Передача нематодозов высшими мухами также возникла, надо думать, недавно — в кенозое. Бартонеллезы вряд ли древнее своих переносчиков (Anoplura и блох), т. е. вряд ли древнее мела; они и неизвестны за пределами класса млекопитающих. Спирохетозы и риккетсиозы, связанные с клещами, вероятно, значительно древнее, но больше сказать о них пока трудно.

## III. Механические переносчики — механические инокуляторы

Перенос возбудителя при помощи истинного, или специфического, переносчика представляет сложное биологическое явление, основанное на исторически сложившейся древней системе взаимоотношений и взаимных адаптаций возбудителя, позвоночного-хозяина и переносчика.

Трехчленная паразитарная система, основанная на механическом переносе возбудителя, представляет нечто гораздо более примитивное. Связи возбудителя с переносчиком оказываются гораздо менее многочисленными, более простыми, менее специфическими, обслуживаются меньшим количеством адаптаций. Исторически (эволюционно) — это связи, большей частью недавно возникшие или находящиеся in statu nascendi. Связи между переносчиком и позвоночным-хозяином возбудителя в этих случаях тоже поверхностны и в среднем менее глубоки и древни, нежели связи позвоночного с членистоногими — специфическими переносчиками возбудителей. В большинстве случаев механический перенос членистоногими не является для соответствующего возбудителя единственным способом перехода от одной особи позвоночного-хозяина к другой. Другими словами, механический перенос обычно является факультативным, а не облигатным способом перехода возбудителя, и большинство относящихся сюда болезней являются факультативно-трансмиссивными.

Механические переносчики в зависимости от их образа жизни и способа питания могут получать возбудителя несколькими различными способами и из нескольких различных источников. Точно так же и способы передачи возбудителя новой особи позвоночного хозяина механическими переносчиками бывают различны. С экологической и эпидемиологической точки зрения особенное значение имеют те места, в которых механический переносчик сначала черпает, а затем «помещает» почерпнутого возбудителя. Пользуясь двумя признаками, мы можем составить комбинативную систему механических переносчиков, представленную в табл. 2.

Из внутренней среды одной особи во внутреннюю среду другой, «из крови в кровь», через здоровую кожу передают возбудителя кровососущие насекомые. Такой способ передачи обозначается как инокуляция, и, следовательно, рассматриваемая категория переносчиков обозначается как механические инокуляторы. По классификации переносчиков, представленной в табл. 1, они относятся к активным переносчикам. Инокуляция осуществляется при помощи ротовых частей. При питании переносчика на зараженной особи хозяина к его ротовым частям

Таблица 2

**Классификация механических переносчиков по источнику получения и месту доставки передаваемого ими возбудителя**

| Помещают возбудителя в | Черпают возбудителя из | | | |
|---|---|---|---|---|
| | 1) внутренней среды хозяина | 2) слизистых, ран, язв | 3) испражнений | 4) загрязненной выделениями хозяина внешней среды |
| а) внутреннюю среду хозяина | *Tabanus* — Bacillus anthracis — Equus; *Culex* — вирус куриной оспы | — | — | (см. примечание на стр. 4) |
| б) слизистые, раны, язвы | — | Синантропные мухи | Синантропные мухи | Синантропные мухи |
| в) пищу хозяина | — | То же | Синантропные мухи, осы и пр. | Синантропные мухи, тараканы, муравьи и пр. |
| г) внешнюю среду вблизи хозяина | *Tabanus* — споры B. anthracis? | — | Синантропные мухи, жуки-навозники и пр. | То же |

прилипают клетки микробов или тельца вирусов, которые при следующем сосании заносятся в новую особь хозяина.

Условиями возможности такого переноса являются:

А. Со стороны хозяина и возбудителя — насыщенность крови хозяина большим количеством возбудителя (сильная паразитемия) или, в отсутствие последней, высокая концентрация возбудителя в прокалываемой коже хозяина. Болезни, при которых отсутствуют оба эти условия, как правило, не передаются механическими инокуляторами.

Б. Со стороны возбудителя — способность его переживать достаточное время на ротовых органах переносчика. Продолжительность переживания того или иного возбудителя на теле или в теле переносчика является одним из основных факторов, определяющих возможность и вероятность всякого механического переноса.

В. Со стороны внешней среды — температура, влажность и многие другие факторы могут очень сильно влиять на выживание возбудителя на теле переносчика, на активность переносчика и пр. и, таким образом,— на успешность механического переноса.

Г. Со стороны хозяина — стадный или общественный образ жизни или вообще образ жизни, облегчающий частый переход особей переносчика с одной особи хозяина на другую.

Д. Со стороны переносчика условиями возможности механического переноса «из крови в кровь» являются:

а) Достаточная частота сосаний. Переживание возбудителя на ротовых органах переносчика не может быть слишком длительным. В большинстве случаев оно измеряется как максимум днями. Поэтому редкий прием пищи мешает кровососущему членистоногому функционировать в качестве механического переносчика. Так, взрослые Alectorobius tholozani, принимающие кровь, вероятно, не чаще, чем один-два раза в год, в силу этого если и могут оказаться механическими переносчиками, то лишь при условии прерванного сосания, немедленно возобновленного на другой особи хозяина. Такого рода прерванные сосания вообще

наиболее благоприятны для механического переноса кровепаразитов: большая роль механического переноса слепнями в эпидемиологии трипаносомозов и других инфекционных болезней стадных копытных, несомненно, связана с большой вероятностью прерванных и тотчас возобновленных сосаний при нападении слепней на табун или стадо.

б) Отсутствие линек между сосаниями, ибо при линьке вместе с хитиновым покровом ротовых частей будут сброшены и прилипшие к ним возбудители. В силу этого условия механическими переносчиками «из крови в кровь» не могут быть пастбищные иксодовые клещи, линяющие после каждого из предимагинальных сосаний и гибнущие после имагинального. К тому же при образе жизни пастбищных иксодид в естественных условиях для них практически невозможны и «прерванные сосания». Однако для норовых иксодид такая возможность не исключена.

Для неполовозрелых стадий аргасовых клещей (Поспелова-Штром, 1953) и кровососущих клопов (Wigglesworth, 1950, стр. 47), тоже линяющих после каждого принятия крови, а также, вероятно, и для неполовозрелых стадий многих гамазоидных клещей механический перенос возможен только в случае прерванного и тотчас возобновленного на другой особи сосания. При гнездово-норовом образе жизни большинства этих животных такое «прерванное» сосание отнюдь не исключено.

в) Возможность механического переноса облегчается с увеличением поверхности ротовых органов, увеличивающим возможность прилипания возбудителя. Поэтому больше возможностей стать механическим переносчиком имеет, во-первых, крупное членистоногое, во-вторых,— членистоногое с более сложным колющим аппаратом.

В результате требованиям к «хорошему» механическому переносчику лучше всего удовлетворяют часто сосущие и при этом каждый раз меняющие хозяина двукрылые из числа свободных кровососов, а также блохи. Из двукрылых крупные формы с грубыми ротовыми частями, вроде слепней и жигалок, являются более универсальными механическими переносчиками, чем более мелкие комары, не говоря о москитах и мошках. О блохах в этом отношении известно мало, как и о большинстве других гнездово-норовых и эпизойных кровососов [4].

Достоверно известные механические переносчики «из крови в кровь», функционирующие в качестве таковых в естественных условиях, все принадлежат к кровососущим двукрылым (слепни, комары, москиты, жигалки, цеце и некоторые другие).

Комары (Culicidae) являются доказанными и эпидемиологически значимыми механическими переносчиками ряда вирусных заболеваний и туляремии. Однако в эксперименте они могут, кроме того, передавать и типичные пастереллезы (включая чуму), а также трипаносомозы и пр.

Для москитов пока известен один случай механического переноса возбудителей — перенос Bartonella bacilliformis, возбудителя болезни Карриона в Южной Америке. Мокрецы Heleidae (В. М. Попов) и мошки Simuliidae (Бельтюкова, 1953) найдены в природе зараженными возбудителем туляремии. Слепни (Tabanidae) переносят туляремию и некоторые другие пастереллезы, а также сибирскую язву, трипаносомозы, вирус инфекционной анемии лошадей и др. Обыкновенная жигалка (Stomoxys calcitrans) в эксперименте механически переносит очень много различных возбудителей из числа бактерий, вирусов и трипаносом; для некоторых из этих возбудителей она, может быть, является и эпидемиологически значимым переносчиком, но эта сторона вопроса мало изучена (Кузина, 1950). Другие виды жигалок и мух цеце по способности к механической передаче возбудителей, вероятно, не уступают Stomoxys.

---

[4] В только что вышедшей статье (Nature, vol. 174, № 4429, 1954) C. H. Andrewes на основании эпизоотологических данных предполагает, что блоха Spilopsyllus cuniculi является основным переносчиком (механическим инокулятором) вируса миксоматоза кроликов в Англии.

Таблица 3

**Различия между фильтрующимися вирусами, по отношению к которым комары (Culicidae) являются специфическими или механическими переносчиками**

(По Ф. Феннер и М. Дэй)

| Способ переноса | Механический | Специфический |
|---|---|---|
| Источник вируса | Кожные покровы | Кровь |
| Специфичность переносчика | Отсутствует | Высока |
| Прерванное питание — дает ли заражение | Да | Нет |
| Латентный период в переносчике | Нет | Есть |
| Нетрансмиссивный перенос вируса | Есть | Нет |
| Размножение вируса в переносчике | Нет | Есть |

Ф. Феннер и М. Дей (Fenner a. Day, 1952) дают сводку различий между специфическим и механическим переносом вирусов комарами, представленную в табл. 3.

По мнению этих авторов, комары загрязняют свои ротовые органы только теми вирусами, которые присутствуют в большом количестве в коже (куриная оспа, миксоматоз кроликов, может быть и оспа человека). Анализ этого утверждения представил бы значительный интерес.

Итак, из отдельных групп возбудителей механический перенос кровососущими двукрылыми служит в качестве факультативного метода переноса прежде всего для ряда фильтрующихся вирусов. Для риккетсий ни одного случая механического переноса («из крови в кровь») не известно; мы видели выше, что специфические переносчики риккетсий все являются нелетающими животными; вследствие отсутствия механического переноса риккетсии оказываются лишенными крылатых переносчиков, что, несомненно, отражается на эпидемиологии риккетсиозов.

Среди бартонелл единственный известный пример механического переноса представляет перенос возбудителя болезни Карриона москитом Phlebotomus verrucarum. Ротовые органы зараженных москитов бывают покрыты сплошным слоем бартонелл (Hertig, 1942). К сожалению, природный хозяин и специфические переносчики этой болезни неизвестны; человек является для возбудителя очевидным тупиком.

Для Bacterium tularense механический перенос различными, в основном прямошовными, двукрылыми является одним из многих способов распространения, но играет в эпидемиологии туляремии определенную роль, обусловливая появление трансмиссивных вспышек среди людей. Впрочем, и для этого возбудителя человек является эпидемиологическим тупиком, роль же двукрылых в распространении туляремии среди ее природных хозяев недостаточно изучена.

Перенос ряда других пастереллезов удается в эксперименте (чумы — комаром, геморрагической септицемии буйволов — жигалками, слепнями и комарами) (Кузина, 1950), но эпидемиологического значения этот способ здесь либо заведомо лишен, либо оно недостаточно выяснено.

В механическом переносе сибирской язвы доказана значительная роль слепней. Наоборот, комары и более мелкие кровососущие прямошовные как будто бы в этом переносе не участвуют.

Любые другие бактерии, встречающиеся в очень больших концентрациях в крови или на коже хозяина и способные переживать некоторое время на ротовых частях насекомых, могут переноситься последними и передаваться другой особи хозяина. Так, П. Кун (Kuhn, 1930) и В. Бирк (Birk, 1932) на основании эпидемиологических и экспериментальных данных допускают значительную роль Stomoxys в создании вспышек паратифа А и в распространении брюшного тифа в сельских местностях. Однако в целом, насколько известно, механический перенос «из крови в кровь» колющими насекомыми в эпидемиологии громадного большинства бактериозов сколько-нибудь значительной роли не играет. В эксперименте же он во многих случаях осуществим, и отдельные случаи передачи могут встречаться в жизни.

Из спирохет механический перенос жигалкой (Stomoxys calcitrans) в эксперименте осуществлен для Spirochaete obermeyeri и Sp. duttoni (Кузина, 1950); однако эпидемиология не подтверждает ее роли в передаче спирохетозов.

Из простейших механический перенос «из крови в кровь» известен для трипаносомид. Механический перенос ряда трипаносом копытных осуществляется слепнями и играет большую, иногда — основную роль в эпидемиологии соответствующих трипаносомозов, в особенности сурры. Жигалки в эксперименте при «прерванном сосании» также осуществляют перенос ряда трипаносом и, может быть, играют роль в распространении некоторых из них. Мухи цеце, помимо специфического, могут в известных обстоятельствах осуществлять и механический перенос трипаносом копытных (в особенности Trypanosoma vivax).

Комары и более мелкие прямошовные к механическому переносу трипаносом, повидимому, мало способны, но все же в эксперименте разным авторам удавалось при их посредстве переносить с одного животного на другое и нагану и сурру.

Перенос кожного лейшманиоза жигалкой осуществлен в условиях эксперимента Д. А. Берберианом (Berberian, 1938); очевидно, перенос возможен благодаря высокой концентрации возбудителя в коже. Однако эпидемиологического значения эта возможность не имеет ввиду малой поверхности содержащих возбудителя участков кожи, малого числа нападающих на человека жигалок (Наджафов, 1954) и ряда других обстоятельств.

Ни для одного из споровиков и филярий, так же как и для риккетсий, механический переход «из крови в кровь» не описан. Микрофилярии, даже будучи механически перенесены в кровь новой особи хозяина, не могли бы там развиться во взрослую нематоду, так как для этого они должны предварительно пройти определенные стадии развития в теле своего специфического переносчика. В остальных группах неспособность к механическому переносу, очевидно, связана в одних случаях — с недостаточной паразитемией при соответствующих заболеваниях, в других случаях — с неспособностью возбудителя к выживанию на ротовых органах переносчика.

В целом число групп возбудителей, передаваемых путем механической инокуляции, по сравнению с числом групп, передаваемых специфическими переносчиками, значительно меньше, а среди передаваемых групп возбудителей значительно больше удельный вес бактерий. Никаких новых групп возбудителей по сравнению с группами, передаваемыми специфическими переносчиками, не добавилось.

## IV. Механические переносчики — контаминаторы слизистых оболочек, язв и ран

Вторую большую группу механических переносчиков образуют контаминаторы слизистых оболочек, язв и ран. С точки зрения общей классификации переносчиков по источнику получения и месту

доставки ими возбудителя (табл. 1), контаминаторы слизистых и ран являются частью активными, частью — пассивно-активными переносчиками. Первые черпают возбудителя непосредственно из тела зараженной особи хозяина, а именно — также с поверхности его слизистых, язв или ран. Вторые черпают возбудителя из загрязненной внешней среды. В ряде случаев один и тот же вид и даже одна особь переносчика может черпать возбудителя из обоих источников и, следовательно, совмещать оба типа взаимоотношений.

Механическими контаминаторами слизистых, язв и ран являются, практически говоря, исключительно высшие мухи, и притом — очень многие виды из целого ряда семейств. Экологически они принадлежат к двум группам — это, во-первых, подлизывающие мухи и, во-вторых, падальные мухи. Ни одна из них не имеет колющего хоботка и не может прокалывать кожу, но они могут ползать по поверхности слизистой или раны, сосать выделения и скрести поверхность зубчиками своего ротового диска, нанося ими множество мельчайших царапин; наконец, они могут оставлять на всех этих поверхностях отрыжку и испражнения. При этом они часто переносят возбудителя и на лапках ног, и на хоботке, и в кишечнике.

Подлизывающие мухи представляют одну из первых стадий в эволюции питания высших мух за счет млекопитающих (Дербенева-Ухова, 1942; Беклемишев, 1951). Они питаются всевозможными нормальными и патологическими выделениями хозяина — от пота, слизи и слез до крови и гноя; впрочем, последние доступны им лишь в том случае, если выступают на поверхность тела.

Из болезней человека, переносимых мухами со слизистой на слизистую, прежде всего надо отметить глазные болезни — трахому, десквамирующий эпителиоз, конъюнктивиты. В жарких и теплых странах роль мух в распространении этих болезней часто велика. Переносчиками являются подлизывающие мухи, например Musca sorbens (Зимин, Парадоксов и Механикова, 1947), M. domestica и другие Muscidae, но в особенности — подлизывающие Chloropidae (Siphunculina funicula — в Индии, Oscinis pallipes — в Египте, Hippelates — в Америке). Э. Мартини (Martini, 1946) придает большое значение влечению комнатной мухи и других подлизывающих мух к краям век и губ, которые они могут сильно загрязнять своими испражнениями и отрыжкой. Этим путем в рот и на конъюнктиву могут заноситься также и возбудители кишечных инфекций, с конъюктивы легко попадающие через слезно-носовой канал в рот. Возможно, что некоторые возбудители, например брюшнотифозная палочка, попав на слизистые, оттуда проникают непосредственно в кровь, минуя солянокислую преграду желудка, и, таким образом, надежнее обеспечивают заражение.

«Мошки», на лету попадающие случайно в глаз человека, по моим наблюдениям в лесной полосе Европейской части СССР, большей частью оказываются мелкими жучками, чаще всего из семейства Staphylinidae; многие из стафилинид — жители почвы и подобных субстратов, но многие — обитатели помета или падали. Возможности заноса в организм человека какой-либо инфекции этим путем мало изучены.

Если здоровое животное привлекает своими выделениями множество подлизывающих мух, то больное животное, с воспаленными слизистыми, с ранами или язвами, привлекает их еще больше. В случае фрамбезии разные мухи, например тот же Hippelates, переносят возбудителя (Spirochaete pertenuis) с язв больного человека на мелкие ранки и ссадины здорового. Таким же образом в тропической Америке подлизывающие мухи переносят возбудителя муррины лошадей (Trypanosoma hippicum) с язв больного животного на поврежденные места кожи здорового.

При наличии язв или ран животное начинает привлекать, кроме подлизывающих, также и падальных мух, личинки которых являются возбу-

дителями факультативных миазов (Lucilia, Calliphora и пр.), и эти мухи также приносят на лапках, на хоботке и т. д. богатый ассортимент бактерий.

В некоторых колониальных странах, в условиях нищеты и отсутствия лечения, посещение ран и язв падальными мухами имеет большое значение и для человека. Обширные данные о нахождении личинок мух на язвах самого различного происхождения — туберкулезных, сифилитических, раковых и пр.— у жителей бывш. Итальянской Северной Африки приведены, например, Онорато (цит. по Martini, 1946). Во всех этих случаях падальные мухи имели, очевидно, полный доступ к пораженным участкам и, помимо своих личинок, легко могли заносить туда самых разнообразных возбудителей, почерпнутых на язвах других людей и животных, на падали и в иных местах.

Во время военных действий посещение еще не перевязанных ран подлизывающими и падальными мухами — явление обычное.

В случае раневых инфекций, передаваемых мухами, ни о какой специфичности ни возбудителя, ни переносчика не может быть и речи. Переносчики-посетители ран и язв, как мы уже видели, очень многочисленны и разнообразны. Большинство их — и подлизывающие мухи, и многие падальные — всеядны и посещают для питания разнообразные субстраты, включая помет, фекалии и падаль. Поэтому бактерии, которых они несут на лапках, хоботке и в кишечнике, очень разнообразны. Таким образом, и микрофлора, которую они засевают на ранах и слизистых, специфичностью не обладает и зависит от обстановки и окружения. Разбор ее в задачи настоящей статьи не входит.

Итак, зачаточному паразитизму подлизывающих и падальных мух соответствуют и крайне примитивные, не установившиеся их отношения с возбудителями заболеваний их хозяев-позвоночных. В то же время, все эти мухи представляют крайне многочисленную и цветущую группу; они вездесущи географически и обычно массами осаждают крупных млекопитающих, а очень часто — и человека. В силу этого их роль в установлении микрофлоры ран и в заболеваниях наружных слизистых очень велика, хотя человек давление этого фактора полностью испытывает только на более низких уровнях санитарной культуры или при чрезвычайных обстоятельствах, как иногда на войне.

Контаминаторы слизистых и ран переносят представителей следующих групп возбудителей: главным образом бактерий, но также спирохет, трипаносом и вирусы. Это тот же круг возбудителей, который передавался механическими инокуляторами, но еще более суженный в отношении числа групп и еще более расширенный в отношении разнообразия передаваемых бактериозов.

## V. Механические переносчики — контаминаторы пищи и внешней среды

Третью — и последнюю — большую группу механических переносчиков образуют контаминаторы пищи и внешней среды[5]. В основном здесь речь идет о переносе возбудителей из фекалий человека и животных на пищу, прямо или этапами. Наряду с этим возможен перенос на пищу и с других выделений животных или с трупов, опять-таки — либо прямо, либо сначала на какие-нибудь предметы, откуда возбудители другими путями, частично — другими насекомыми могут быть

[5] Из контаминаторов пищи и среды сколько-нибудь систематически изучены только те, которые выполняют эту функцию в отношении человека. Контаминаторы пищи и среды домашних, а в особенности — диких позвоночных изучены мало, и от обобщений на их счет пока приходится воздержаться. Между тем некоторые нидиколы из числа некрофагов, копрофагов или даже энтомофагов, заражаясь в гнезде хозяина теми или иными возбудителями, могут в известных условиях донести их и до человека и потому представляют не только эпизоотологический, но и прямой эпидемиологический интерес.

перенесены на пищу. Наконец, сюда же близок и упомянутый способ переноса возбудителей кишечных инфекций на края рта, носа или глаз, откуда они могут попасть в кишечник, независимо от принятия пищи хозяином.

Перенос возбудителей с испражнений прямо на пищу в массовом размере производят те из синантропных мух, которые охотно питаются как испражнениями человека, так и его пищей (Дербенева-Ухова, 1952). Кроме них, такой же перенос осуществляется осами рода Vespa, также местами посещающими оба рода субстратов (Павловский, 1951; Драбкина, 1954). Наряду с пищей, находящейся в доме или на базаре, особое место занимают плоды и ягоды, особенно виноград, прямо на ветви, где на них кормится и ряд экзофильных мух, не залетающих в дома, и много ос. Все же в целом осы в загрязнении пищи участвуют несравненно меньше, чем мухи, и частично возмещают причиняемый вред истреблением мух.

Кроме пищи и лица человека, синантропные мухи оставляют возбудителей также и на окружающих предметах — на посуде, на скатерти, полотенце, зубной щетке, откуда они могут прямо попасть по назначению, или на стенах, потолке, стеклах, лампочках и т. п., откуда они слизываются другими мухами, переносящими их на пищу, или иным способом попадают туда. Новые фактические данные о заносе мухами бактерий на предметы обстановки и на плоды приведены Б. Л. Шура-Бура (1953).

В переносе возбудителей с предметов обстановки, с пола, со стен, с грязного белья и т. п. на стол и на пищу, помимо мух, могут принимать участие и другие синантропные насекомые, например, тараканы, домовые муравьи и т. п. Роль их неоднократно упоминается, но мало изучена и, вероятно, недооценивается. Тараканы (Periplaneta americana), накормленные материалом, содержащим вирус Кокзаки (из группы полиомиелита), в течение 15 дней выделяли значительные количества вируса (R. Fischer a. J. Syverton, 1941); до 21—23 дней они выделяют и съеденные паратифозные и тифозные палочки (Драбкина, 1954).

Доставку возбудителей из испражнений на предметы, откуда они могут попадать в пищу, осуществляют, наряду с мухами, также и другие разнообразные насекомые-копрофаги и копробионты, не питающиеся пищей человека и потому не участвующие в прямом переносе возбудителей с фекалий на пищу. Акад. Е. Н. Павловский (1951) указал на систематическое нахождение утонувших навозников (Ateuchus sacer) в колодцах и хаузах, откуда черпают питьевую воду в Средней Азии. Но и в лесной полосе СССР в сельских местностях вечером на свет очень часто прилетают навозники рода Aphodius или мелкие Staphylinidae, шлепающиеся на чайный стол и хорошо, если не в чашку. Более систематическое изучение различных навозных и падальных насекомых, их миграций и возможностей заноса при их помощи патогенных микробов и яиц глист в такие места, где они могут стать опасными, представило бы не только экологический, но и эпидемиологический интерес[6]. Однако первое место, бесспорно, останется за синантропными мухами, и все остальные копрофаги могут иметь только дополнительное значение.

Круг возбудителей, передаваемых контаминаторами пищи и среды, значительно отличается от круга возбудителей, передаваемых предыдущими группами переносчиков. Из групп возбудителей, передаваемых другими переносчиками, здесь сохраняют значение бактерии (занимающие первое место) и вирусы (группа полиомиелита), но кроме того, прибавляются кишечные простейшие и некоторые кишечные гельминты, в передаче которых все предшествующие группы переносчиков не участвовали.

---

[6] Об эпизоотологической роли некрофагов в условиях природных биоценозов см. М. М. Акопян (1953) и цитируемые им авторы.

Итак, мы можем ответить на вопрос, поставленный в начале статьи, и очертить весь круг естественных переносчиков болезней, поражающих человека[7].

Специфические переносчики почти все являются кровососами и имеются во всех главных группах кровососущих насекомых и клещей (Беклемишев, 1949; распределение по системе членистоногих всех кровососов вообще — Беклемишев, 1951).

Механические переносчики распадаются на четыре группы: 1) кровососы, главным образом из числа двукрылых,— механические инокуляторы; 2) всеядные синантропные мухи — контаминаторы ран и слизистых; 3) синантропные мухи, осы, домовые муравьи и тараканы — контаминаторы пищи; 4) копрофаги и копробионты (частично и некрофаги) из числа мух и жуков — контаминаторы среды.

Весь остальной огромный мир наземных членистоногих прямого отношения к передаче трансмиссивных болезней человека не имеет.

### Литература


Акопян М. М., 1953. Судьба трупов сусликов в степи, Зоол. журн., т. XXXII, вып. 5.

Беклемишев В. Н., 1945. О принципах сравнительной паразитологии в приложении к кровососущим членистоногим, Мед. паразитол. и паразитарн. болезни, XIV, 1.— 1949. (ред.). Учебник медицинской энтомологии, т. 1, Медгиз.— 1951. Паразитизм членистоногих на наземных позвоночных. I. Пути его возникновения, Мед. паразитол. и паразитарн. болезни, XX, 2—3.— 1951а. О классификации биоценологических (симфизиологических) связей, Бюлл. О-ва испыт. природы (биол.), LVI, 5.

Бельтюкова К. Н., 1953. Материалы по изучению мошек (Simuliidae, Diptera) Предуралья (автореф. дисс.), Молотов.

Дербенева-Ухова В. П., 1942. О развитии яичников и имагинальном питании у навозных мух, Мед. паразитол. и паразитарн. болезни, XI, 4.— 1953. Мухи и их эпидемиологическое значение, Изд-во АМН СССР.

Драбкина А. В., 1954. Значение некоторых членистоногих в распространении кишечных заболеваний, Мед. паразитол. и паразитарн. болезни, XXIII, 4.

Зимин Л. С., Парадоксов Л. Ф. и Механикова В. Г., 1947. Эпидемический конъюнктивит в Таджикистане и базарная муха (Musca sorbens Wied.) как его переносчик, Тадж. гос. изд-во.

Кузина О. С., 1950. Сравнительно-паразитологические и экологические наблюдения над жигалками Stomoxys calcitrans, Haematobia stimulans и Lyperosia, Сб. «Эктопаразиты», II.

Наджафов А. Ю., 1954. Кожный лейшманиоз в Азербайджане (г. Барда) и некоторые эпидемиологические особенности этого заболевания, Мед. паразитол. и параэнтарн. болезни, XXIII, 4.

Павловский Е. Н., 1951. Руководство по паразитологии человека, II.

Поспелова-Штром М. В., 1953. Клещи-орнитодорины и их эпидемиологическое значение, Изд-во АМН СССР.

Шура-Бура Б. Л., 1953. Синантропные мухи как переносчики дизентерии (автореф. дисс.), Л.

Berberian D. A, 1938. Successful transmission of cutaneous leishmaniasis by the biting of Stomoxys calcitrans, Proc. Soc. Exp. Biol., XXXVIII, 2.

Birk W., 1932. Die Übertragung des Paratyphus Breslau durch die Stomoxys calcitrans, Ztrbl. Bakt., Orig., CXXIV, 5—6.

Fenner F. a. Day M. F., 1952. Contrasting methods of transmission of animal viruses by mosquitoes, Nature (London), vol. 170, No. 4318.

Hertig M., 1942. Phlebotomus and Carrions disease, Amer. J. Trop. Med., XXII, 5.

Kuhn P., 1930. Über das jahreszeitliche Auftreten des Typhus, Ztrbl. Bakt., Orig., CXVII.

Martini E., 1946. Lehrbuch der medizinischen Entomologie, 3. Aufl., Jena.

Wigglesworth V. B., 1950. The principles of insect physiology.


---

[7] Не включая в их число пассивных переносчиков — промежуточных хозяев гельминтов.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIV 1955 ВЫП. 1

# НОВЫЕ ДАННЫЕ О ЖИЗНИ ТОЛЩИ ВОД ОЗЕРА БАЙКАЛ

М. М. КОЖОВ

Байкальская биологическая станция Биолого-географического института Иркутского государственного университета им. А. А. Жданова

В последние годы Байкальской биологической станцией под руководством автора были проведены исследования по программе, охватывающей многие важные стороны жизни толщи вод оз. Байкал как в его открытой, глубоководной части, так и на мелководьях, в промысловых районах. В нашей работе принимали участие Н. Л. Антипова, Г. Ф. Мазепова, Я. Г. Потакуев, Л. Н. Могилев, Е. Л. Шульга, Е. А. Шульгина, Г. Л. Васильева, Е. П. Митрофанова, О. М. Кожова, К. С. Гайгалас, Р. А. Плохих, М. И. Посных и др. В настоящем сообщении мы попытаемся изложить наиболее общие результаты указанных исследований.

## 1. О различиях в развитии массовых форм планктона оз. Байкал в разные годы и их причинах

Как известно, в планктоне открытого Байкала наибольшее значение имеют из водорослей — диатомеи Cyclotella baicalensis Skv. с ее формами и Melosira baicalensis (K. Meyer) Wisl., а также перидинеи из рода Gymnodinium, систематически еще слабо изученные; из ракообразных — копеподы Epischura baicalensis Sars, Cyclops baicalensis Was. и бокоплав Macrohectopus branizkii Dyb.; из коловраток — Synchaeta pachypoda Jaschn., Notholca acuminata Ehrb. и др. (Мейер, 1930; Яснитский, 1930).

Годовые различия в развитии планктона в пелагиали Байкала заключаются главным образом в том, что среди водорослей в некоторые годы исключительное господство принадлежит диатомее Melosira baicalensis, в другие годы — диатомее Cyclotella baicalensis и некоторым другим видам (Антипова и Кожов, 1953); среди рачков господствует обычно Epischura baicalensis, но в некоторые годы бывает всюду обилен Cyclops baicalensis, причем не только по мелководьям, но и в глубоководных районах, тогда как Epischura в такие годы малочислен (рис. 1—7).

Уже в самом начале весны, в феврале — начале марта, среди водорослей явно преобладает Melosira или Cyclotella, или развитие начинается с перидиней, а диатомеи появляются несколько позднее.

Melosira в годы ее урожая (рис. 2) дает исключительно высокую (для Байкала) биомассу — до 5—6 г в 1 м³ в период максимума (апрель — май) в среднем на слой 0—25 м. Даже в период отмирания, в июне или в июле, планктонная сеть из газа № 60 извлекает из столба воды 0—250 м под 1 м² до 200—300 г и более сырой массы Melosira. Огромные скопления этой водоросли, опускающейся летом в придонные слои, нередко выглядят, как хлопья, забивающие не только планктонные, но и рыбацкие сети. В такие годы Cyclotella, как правило, встречается лишь единично. В противоположность Melosira, Cyclotella даже в годы ее господства никогда не дает высокой биомассы, и в период максимума

последняя измеряется в зоне фотосинтеза лишь немногими десятками миллиграммов в 1 м³ (Антипова и Кожов, 1953). Перидинеи Gymnodinium sp., появляясь ежегодно в самых верхних слоях иногда уже в феврале,

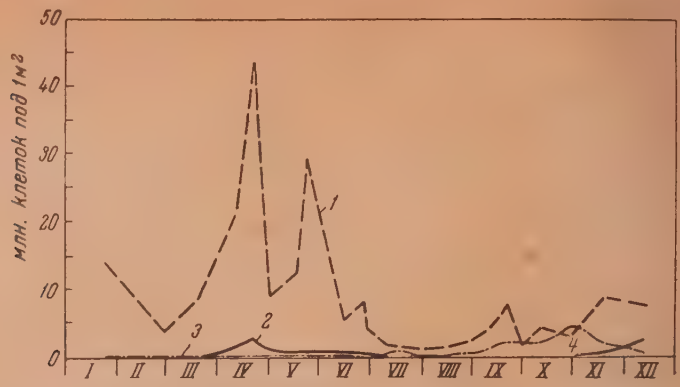


Рис. 1. Число клеток руководящих форм водорослей (без перидиней) в слое 0—50 м под 1 м² в млн. в районе Больших Котов в 1,5 км от берега над глубинами 700—800 м в 1949 г. (осадочный метод). В период пика биомасса водорослей в слое 0—50 м достигает под 1 м² 0,5 г, или в среднем на слой 0,01 г/м³ (без перидиней)

*1* — Cyclotella, *2* — Melosira, *3* — Asterionella, *4* — другие водоросли

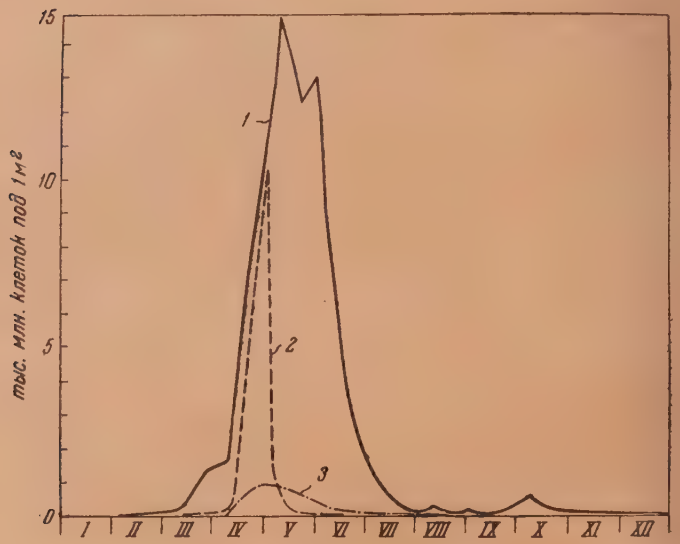


Рис. 2. Число клеток руководящих форм водорослей в тыс. млн. в слое 0—50 м под 1 м² в 1950 г. в районе Больших Котов в 1,5 км от берега над глубинами 700—800 м (осадочный метод). В период пика — 28 апреля — вес всех водорослей в слое 0—50 м под 1 м² равен приблизительно 222 г, или 4,44 г/м³

*1* — Melosira, *2* — Peridinei, *3* — Synedra

а в некоторые годы позднее, дают также высокую концентрацию, особенно подо льдом,— до 250 тыс. экз. и больше в 1 л даже в начальный период их развития; в период максимума биомасса перидиней нередко исчисляется граммами в 1 м³. Все другие водоросли, появляющиеся в

весенний период [Synedra acus Kütz., S. ulna (Nitzsch.) Ehrb., Dinobryon cylindricum Imh. и др.], составляют обычно лишь очень малую долю общей биомассы водорослей в открытых районах Байкала.

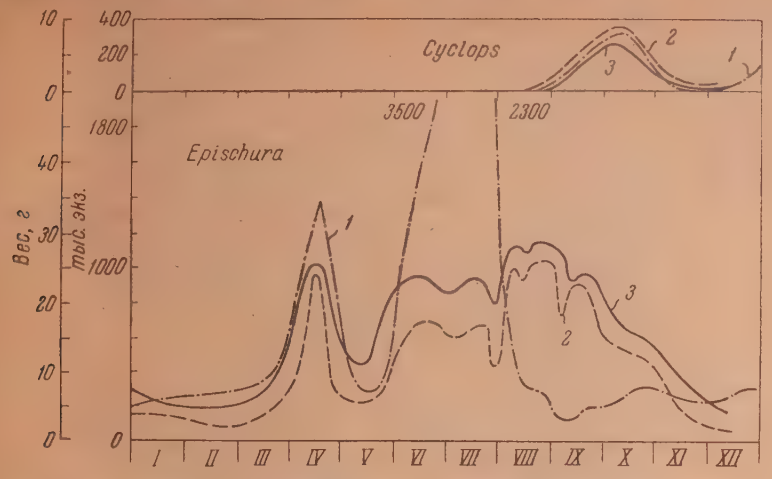


Рис. 3. Сезонный ход изменений зоопланктона в южном Байкале в 1949 г. в слое 0—250 м под 1 м²

1 — науплиусы, 2 — копеподиты, 3 — вес в граммах

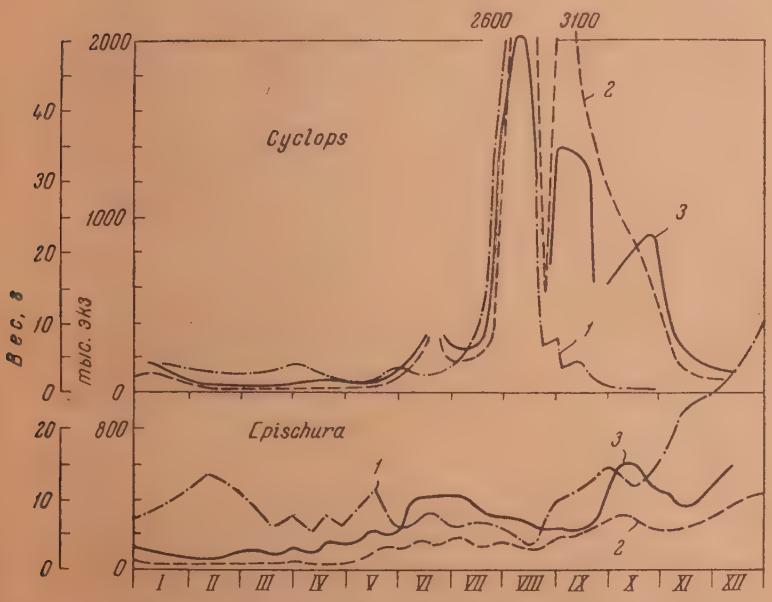


Рис. 4. Сезонный ход изменений зоопланктона в южном Байкале в 1950 г. в слое 0—250 м под 1 м²

1 — науплиусы, 2 — копеподиты, 3 — вес в граммах

Колебания урожая зоопланктона в Байкале также значительны, но имеют меньшую амплитуду, чем у водорослей (рис. 3—7). Как Epischura, так и Cyclops в некоторые годы дают две, в другие — три генерации. В годы «урожайные» биомасса рачков в открытых районах летом достигает 50—100 г и более под 1 м², а в слое 0—50 м — до 40—80 г, или до 1—2 г

на 1 м³ и более. Однако в другие годы биомасса рачков не превышает 20—30 г под 1 м² в том же слое воды, даже в период максимума.

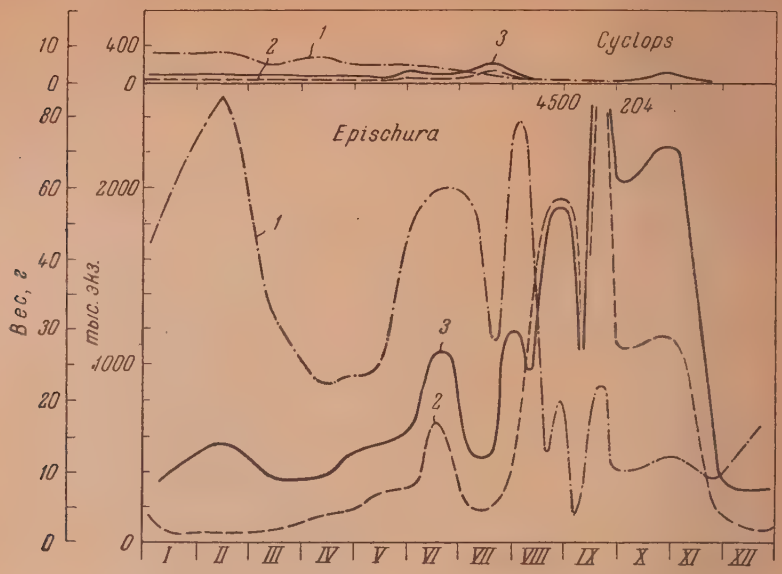


Рис. 5. Сезонный ход изменений зоопланктона в южном Байкале в 1951 г. в слое 0—250 м под 1 м²

*1* — науплиусы, *2* — копеподиты, *3* — вес в граммах

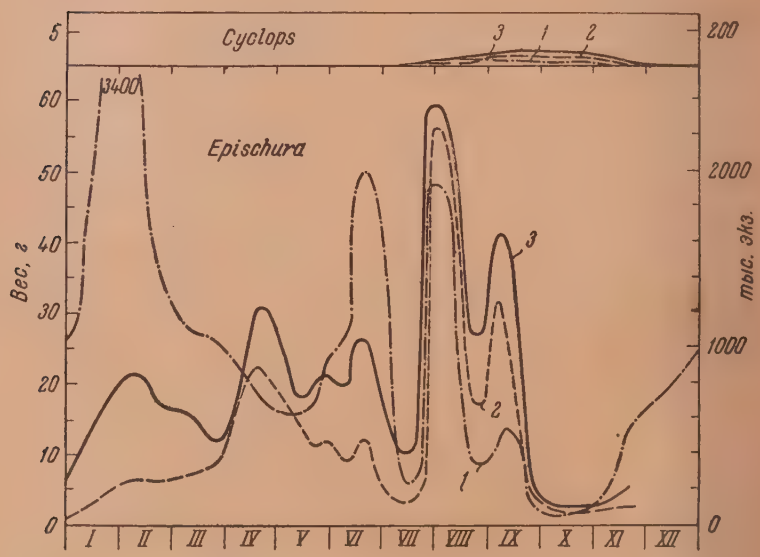


Рис. 6. Сезонный ход изменений зоопланктона в южном Байкале в 1952 г. в слое 0—250 м под 1 м²

*1* — науплиусы, *2* — копеподиты, *3* — вес в граммах

Указанные колебания урожаев планктона и различия в качественном составе массовых форм в разные годы, как правило, захватывают все озеро или, во всяком случае, большую его часть. Так, в 1950 г. Melosira

baicalensis господствовала по всему Байкалу, но в северных районах она была, повидимому, менее обильной, чем в средней и южной частях озера. В 1953 г. в июне нами были обследованы южная и средняя части Байкала, и всюду было обнаружено необычайное обилие M. baicalensis при почти полном отсутствии Cyclotella baicalensis. Такая же картина наблюдалась в 1946 г. Нередко к M. baicalensis в годы ее урожая примешивается M. Binderana Ktz., а на обширных мелководьях она, а также M. granulata (Ehrb.) Ralfs преобладают над M. baicalensis.

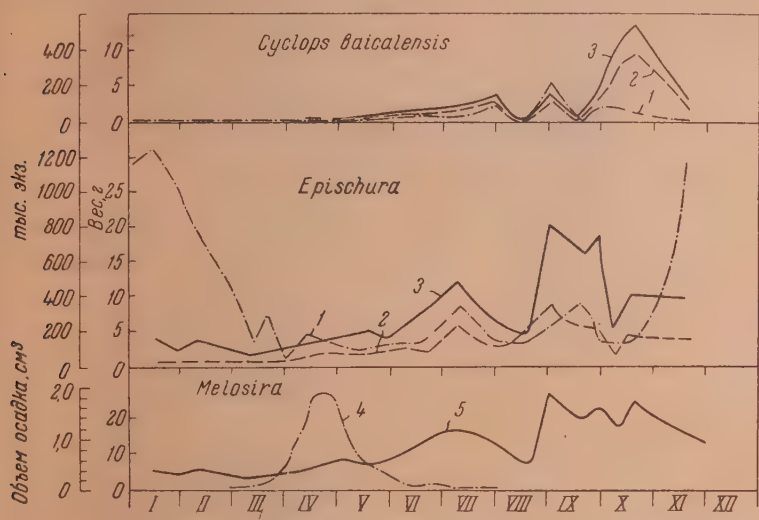


Рис. 7. Сезонный ход изменений планктона в южной части Байкала в 1953 г. в слое 0—250 м под 1 м²

*1* — науплиусы, *2* — копеподиты, *3* — вес в граммах, *4* — Melosira, *5* — биомасса зоопланктона в граммах

Возможно, что вспышки массового развития M. baicalensis не совпадают с массовым развитием «мелководных» видов Melosira. Так, в Малом Море в 1952 г. массовое развитие M. Binderana было обнаружено уже в феврале, тогда как M. baicalensis ни в Малом Море, ни в других районах Байкала в массовом количестве в этом году не появлялась.

В конце июня, в июле и позднее на мелководьях появляются уже летние формы водорослей и среди них синезеленые Anabaena, Gloeotrichia, диатомеи Asterionella gracillima Heiberg, Melosira granulata и др., сохраняется кое-где и M. Binderana. Но в глубоководных районах, особенно в годы с холодным летом, теплолюбивые летние формы, и тем более синезеленые, развиваются очень слабо. Зато здесь надолго удерживается M. baicalensis. Для иллюстрации этого положения приведем такой пример. 16 июля 1950 г. нами был сделан разрез через Байкал в его средней части от губы Таланки, где сильно развиты мелководья, до о-ва Ольхон. Температура воды в это время на мелководьях держалась в поверхностных слоях на уровне 17°, на середине Байкала — от 9 до 9,5°. Распределение водорослей на этом разрезе показано в табл. 1.

Аналогичную картину мы наблюдаем и в горизонтальном распределении массовых форм зоопланктона, особенно копепод. Байкальский циклоп (Cyclops baicalensis) каждый год в том или ином количестве обнаруживается в предустьях рек и в мелководных заливах и бухтах, но при этом избегает глухих и зарастающих бухт, а также глубоководных районов. В сорах он летом также уступает в численности обычным озерным видам циклопов. Но в некоторые годы, как выше отмечено, циклопы широко распространяются по всему Байкалу.

О годовых колебаниях горизонтального распределения биомассы планктонных рачков могут дать представление следующие примеры. В июле 1950 г. (год обилия циклопов) на пространстве от истока Ангары до о-ва Ольхон включительно, занимающем около 1 млн. га (рис. 8),

Таблица 1

**Распределение водорослей * на разрезе от губы Таланки до о-ва Ольхон 16 июля 1950 г. (в млн. клеток в 1 м³)**

| Наименование водорослей | Против губы Таланки, фракция 0—20 м, 3 км от берега (т-ра воды на поверхности 17°) | Середина Байкала против губы Таланки, фракция 0—25 м (т-ра воды на поверхности 9,5°) |
|---|---|---|
| Melosira baicalensis | 1,5 | 8,1 |
| M. Binderana | 4,0 | 0 |
| M. granulata | 15,0 | 0 |
| Asterionella sp. | 0,5 | 0 |
| Synedra sp. | 0,4 | 0 |
| Anabaena и др. | 37,0 | 0 |

* Материалы получены обловом количественной сетью из сита № 60.

участки с биомассой рачков в 400 кг/га и более в слое 0—50 м занимали до 200 тыс. га ($^1/_5$ часть исследованной площади), с биомассой 200—400 кг/га — около 400 тыс. га. В этот же период (июль) 1951 и 1953 гг. участки с биомассой более 400 кг/га занимали ничтожную площадь. В августе площади с повышенной биомассой рачков обычно увеличиваются, но это увеличение в разные годы идет неодинаково. Так, в августе 1950 г. площадь участков с повышенной биомассой по сравнению с июлем увеличилась очень мало. Зато в августе 1951 г. (рис. 9) площадь участков с повышенной биомассой (400 кг/га и более) по сравнению с июлем сильно расширилась, достигнув 400—500 тыс. га, т. е. сравнялась с площадью таких участков в августе 1950 г. В августе 1953 г. (рис. 10) биомасса рачков лишь в очень немногих местах на мелководьях достигала более 200—300 кг/га. Невысокой она была в это время и в 1952 г. (рис. 11).

Отмеченные здесь резкие изменения качественного состава и биомассы планктона в разные годы, конечно, не могут не влиять на поведение планктофагов, в том числе и на поведение планктоноядных рыб Байкала (омуль, бычки, голомянки), что рассматривается нами в другом месте.

Известно, что для развития фитопланктона важную регулирующую роль играют количество и состав имеющихся в водоеме соединений биогенных элементов — азота, фосфора, железа и т. д. (Гусева, 1947; Лепнева, 1950, и др.). Казалось бы, что и годовые колебания в урожае водорослей могут быть объяснены колебаниями в наличии и в поступлениях в водоем этих соединений. Такое объяснение, вероятно, приемлемо для относительно мелководных проточных водоемов, где весь запас биогенных соединений, накапливающийся за осень и зиму в зоне фотосинтеза, может быть полностью в том же году вовлечен в процесс вегетации. Но для Байкала мы пока не можем принять такого объяснения. Пытаясь сделать анализ известных нам факторов среды, свойственных Байкалу, с целью установления их значения для колебаний урожаев планктона, мы пришли к заключению, что колебания в наличии и поступлениях соединений биогенных элементов в Байкале не играют решающей роли

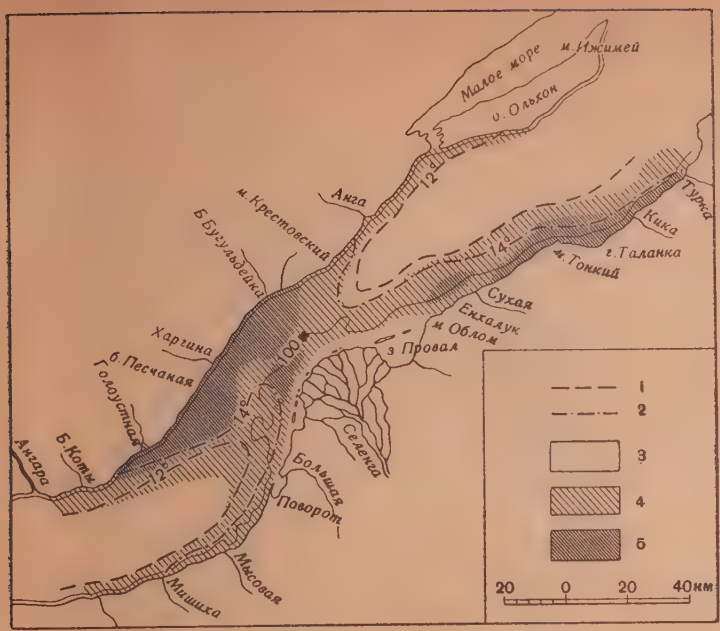


Рис. 8. Распределение температур и биомассы ракового планктона в слое 0—50 м во второй половине июля — начале августа 1950 г. в средней части Байкала

*1* — температура на поверхности 12°, *2* — то же, 14°, *3* — биомасса менее 200 кг/га, или 20 г/м², *4* — биомасса 200—400 кг/га, или 20—40 г/м², *5* — биомасса более 400 кг/га, или 40 г/м²

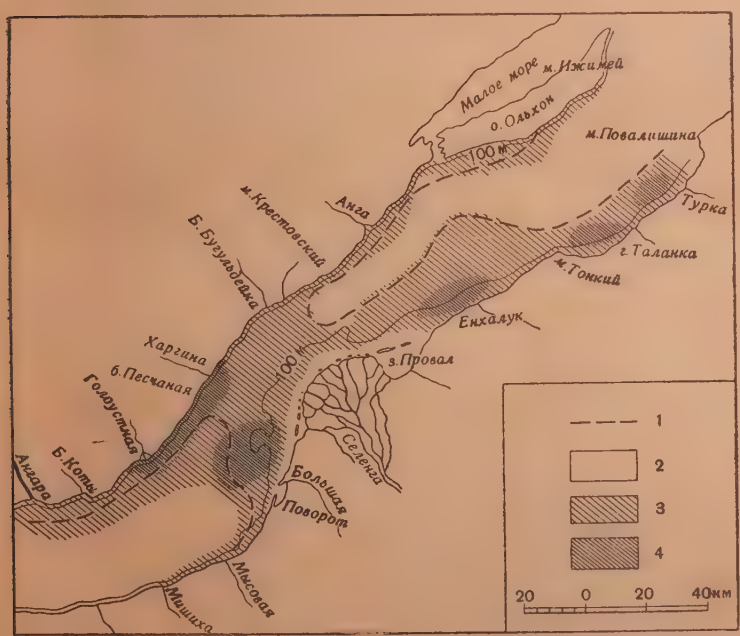


Рис. 9. Распределение температур и биомассы ракового планктона в слое 0—50 м в конце августа—начале сентября 1951 г. в средней части Байкала

*1* — температура на поверхности 11°, на глубине 10 м 8°, *2* — биомасса менее 200 кг/га, или 20 г/м², *3* — биомасса 200—400 кг/га, или 20—40 г/м², *4* — биомасса более 400 кг/га, или 40 г/м²

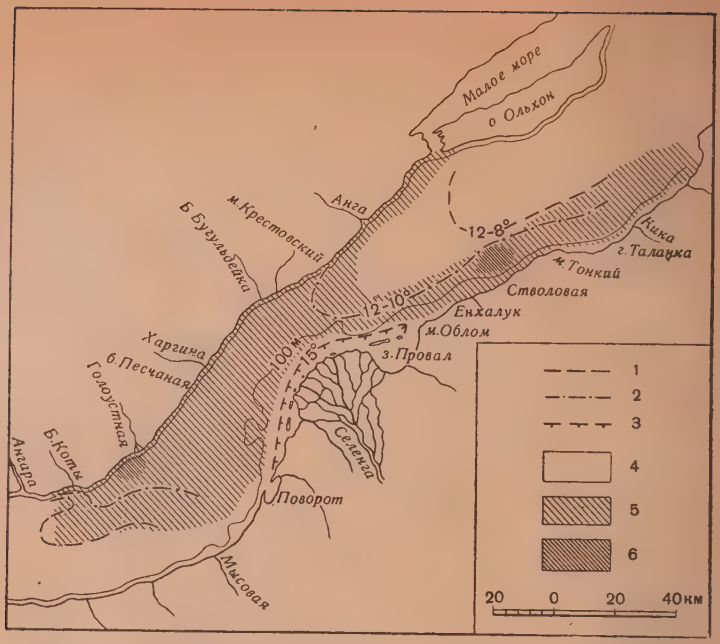


Рис. 10. Распределение температур и биомассы ракового планктона с 23 по 28 августа 1952 г. в средней части Байкала в слое 0—50 м

*1* — температура на поверхности 12°, на глубине 10 м 8°, *2* — температура на поверхности 12°, на глубине 10 м 10°, *3* — температура на поверхности 15°, *4* — биомасса менее 200 кг/га, или 20 г/м², *5* — биомасса 200—400 кг/га, или 20—40 г/м², *6* — биомасса более 400 кг/га, или 40 г/м²

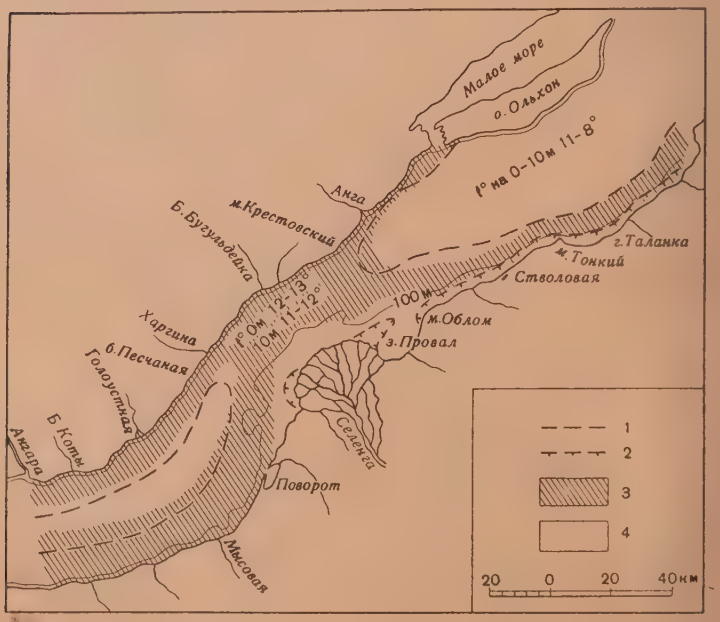


Рис. 11. Распределение температур и биомассы ракового планктона в слое 0—50 м с 30 августа по 6 сентября 1953 г. в средней части Байкала

*1* — температура на поверхности 12°, *2* — то же, 14°, *3* — биомасса 150—200 кг/га, или 15—20 г/м², *4* — биомасса менее 150 кг/га, или 15 г/м²

в регулировании урожая водорослей. Это подтверждается и исследованиями самых последних лет. Изучение биогенных соединений, проводимое на нашей станции К. К. Вотинцевым, указывает на то, что к началу вегетации количество их в зоне фотосинтеза в разные годы, в том числе и в только что рассмотренные нами, приблизительно одинаково и, во всяком случае, амплитуда их колебаний не соответствует амплитуде колебаний урожая водорослей. Лишь при крайне бурном размножении Melosira в годы ее господства она потребляет почти весь наличный запас биогенных соединений, что ограничивает ее дальнейшее увеличение. Вследствие этого размножение у Melosira весной происходит скачками. После 2—3 недель бурного увеличения биомассы наблюдается некоторая пауза, затем через несколько дней — новая вспышка и т. д.

Следует отметить также, что в годы, когда Melosira очень мало и господствует Cyclotella, полного исчезновения биогенных соединений из зоны фотосинтеза даже в конце весеннего периода не наблюдается. Реки, особенно во время паводков, конечно, вносят значительное количество органических веществ и биогенных соединений, поддерживая на известном уровне вековой баланс этих соединений в Байкале. Однако в основной котловине Байкала с его необычайной глубиной, и особенно в районах, весьма отдаленных от рек и не находящихся в зоне влияния течений, направленных от рек, такие пополнения, повидимому, практически не могут оказывать своего благотворного влияния в том же году. Так, например, в Малом Море и вдоль всего западного побережья Байкала совсем нет крупных притоков, тогда как «цветение» водорослей, особенно в годы урожая Melosira (например, в 1953 г.), там бывает даже более мощным, чем в участках вблизи устьев рек.

В вопросе о колебаниях урожая водорослей важна, конечно, не только количественная, но и качественная сторона.

За последние 10 лет исключительные урожаи Melosira baicalensis наблюдались через промежутки в 2—3 года (1946, 1950, 1953 гг.). В другие годы, как было уже отмечено, из диатомей господствует Cyclotella. Перидинея Gymnodinium в массовом количестве появляется в некоторые годы уже в феврале (например, в 1954 г.), в другие годы — лишь в апреле, исчезая сразу после вскрытия Байкала ото льда (например, в 1950 г.).

Годовые изменения качественного состава руководящих форм водорослей в крупных бассейнах изучены слабо. Для установления их требуются многолетние круглогодичные и широко поставленные наблюдения, каковые, к сожалению, пока отсутствуют даже для хорошо изученных морей и озер, насколько можно судить об этом по опубликованной литературе. Для вскрытия причин этого явления требуется тщательное исследование биологии массовых видов, учет их требований к условиям развития, их отношения с конкурирующими видами и т. д. И здесь перед нами еще непочатый край работы.

Из имеющихся к настоящему времени наблюдений над фитопланктоном оз. Байкал следует прежде всего подчеркнуть тот факт, что, например, массовое развитие диатомеи Cyclotella происходит лишь в такие годы, когда нет Melosira. Напрашивается предположение, что Melosira, появляясь ранней весной в большом количестве в зоне фотосинтеза, подавляет развитие своего конкурента. Обращает на себя внимание также то обстоятельство, что хотя Melosira — водоросль весенняя, все же температурный фактор, повидимому, имеет свое значение среди необходимых условий ее массового развития. Так, едва ли случайно, что годам массового развития Melosira за 10-летний период наших наблюдений предшествовали годы с относительно теплой и длительной осенью. При этом условии Melosira в значительном количестве накапливается в верхних слоях воды, поднимаясь сюда из глубин. Для так называемых летних форм водорослей температура играет, безусловно, важную регули-

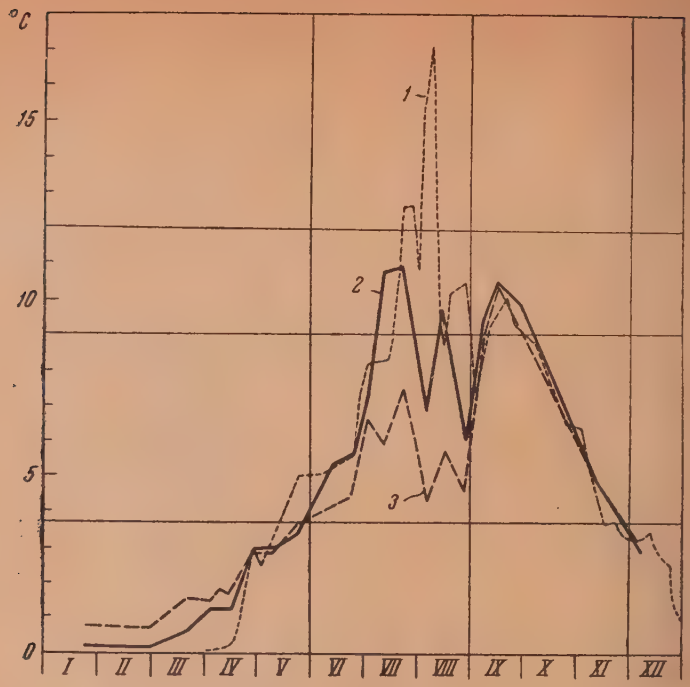


Рис. 12. Температура воды в районе Больших Котов в 1949 г.

*1* — 0 м, у берега, *2* — 0 м, открытый Байкал, *3* — на глубине 25 м

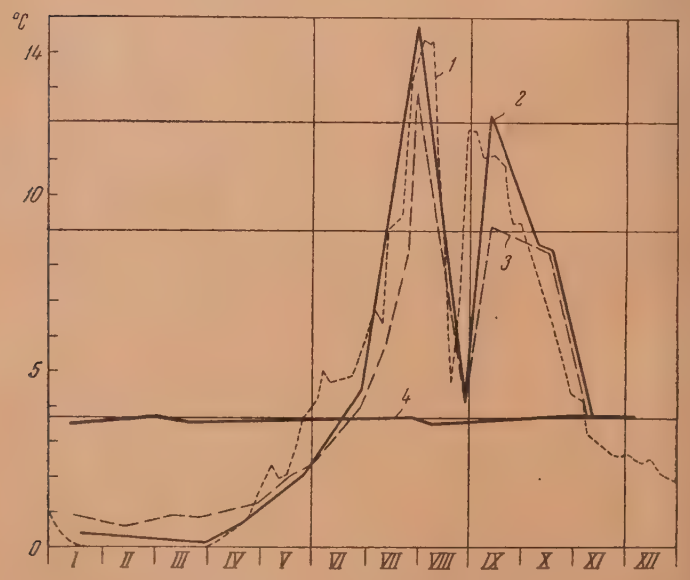


Рис. 13. Температура воды в районе Больших Котов в 1950 г.

*1* — 0 м, у берега (по пятидневкам), *2* — 0 м, открытый Байкал, *3* — на глубине 25 м, *4* — на глубине 200 м

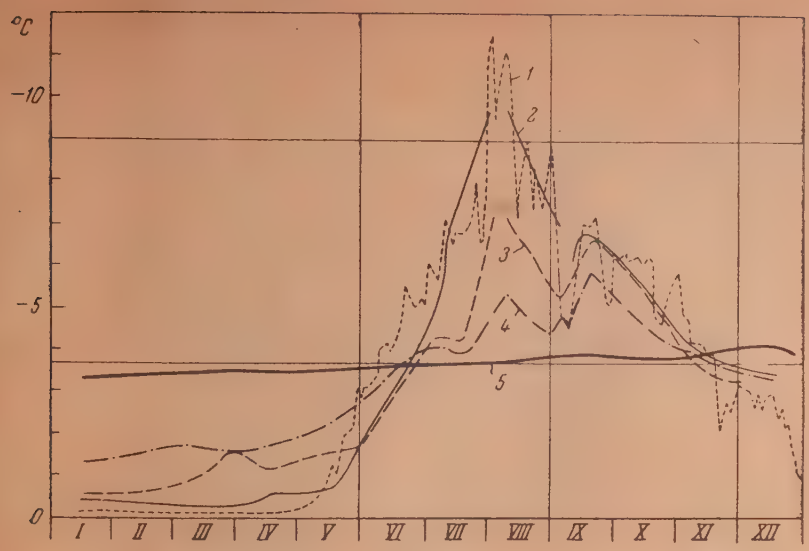


Рис. 14. Температура воды в районе Больших Котов в 1951 г.

1 — 0 м, у берега, 2 — 0 м, в 1,5 км от берега, 3 — на глубине 25 м, 4 — на глубине 50 м, 5 — на глубине 250 м

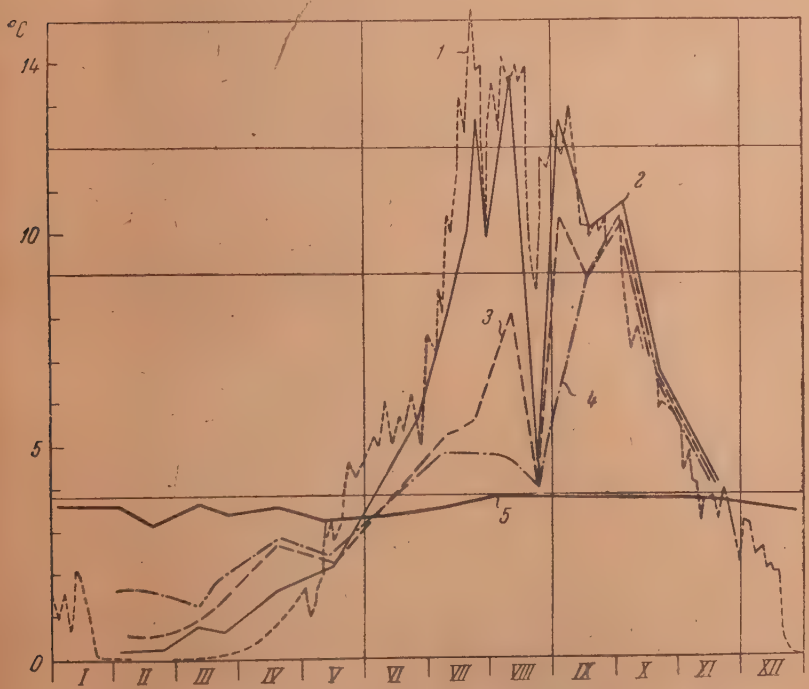


Рис. 15. Температура воды в районе Больших Котов в 1952 г.

Обозначения те же, что на рис. 14

рующую роль: в годы с холодным летом они в глубоководных районах развиваются крайне слабо, хотя биогенные соединения там имеются в не меньшем количестве, чем на мелководьях, и водоросли постоянно заносятся туда с течениями, направленными от мелководий. Зато в условиях теплого лета летние формы широко распространяются в соседние с мелководьями глубоководные районы, где удерживаются до осени.

Что касается копепод (а также коловраток и инфузорий), то связь между температурным режимом и массовым появлением тех или других

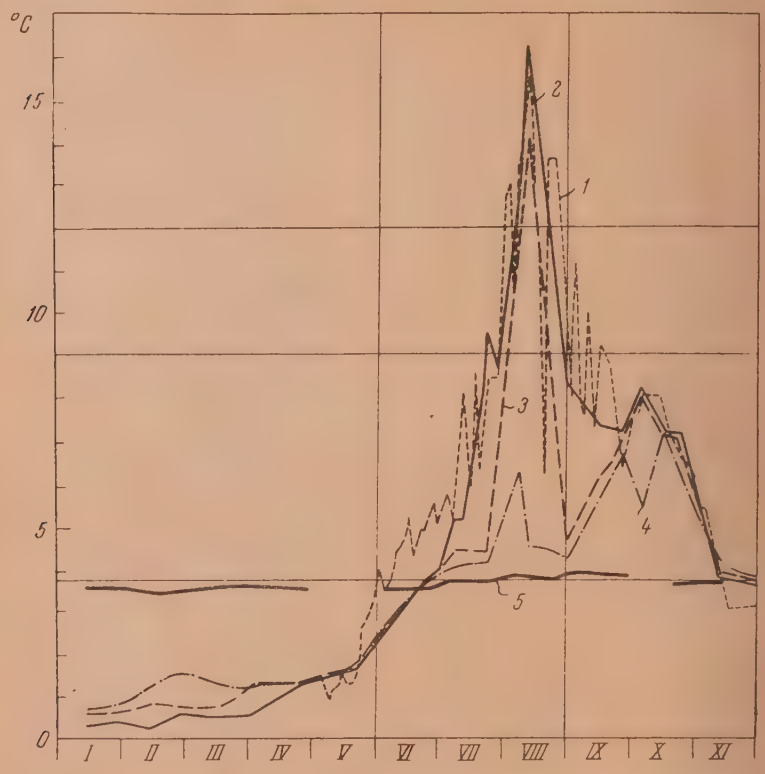


Рис. 16. Температура воды в районе Больших Котов в 1953 г.

Обозначения те же, что на рис. 14

форм в разные годы совершенно ясна. На рис. 12—16 показаны сезонные изменения температуры воды в районе Больших Котов в 1,5 км от берега за 1949—1953 гг. В табл. 2 приведены данные о количестве градусо-дней за эти же годы в период от начала весенней гомотермии до 1 сентября и с 1 сентября до 1 декабря, когда обычно устанавливается уже зимняя стратификация температур. В ней же указана длительность теплого периода, когда температура воды на поверхности выше 12° и на глубине 25 м выше 9°.

Анализируя приведенные данные, а также материалы по температурному режиму вод Байкала и урожаю планктона, опубликованные ранее (Кожов, 1947), мы убеждаемся в том, что для массового появления циклопов в открытых районах Байкала необходимы два главных условия, и из них прежде всего — «теплые» конец лета и осень, предшествующие урожайному году. При этом условии циклопы (преимущественно коненодиты) еще с конца лета распространяются из своих убежищ в заливах, предустьях рек и тому подобных участках в соседние глубоко-

Таблица 2

**Материалы по температурному режиму вод Байкала по наблюдениям в районе Байкальской биологической станции (Большие Коты) в 1,5 км от берега, над глубиной в 800 м за 1949—1953 гг.**

| Годы | Глубина слоя воды в м | Градусо-дни | | | Сумма градусо-дней лета данного года и осени предыдущего года (1.IX—1.XII) | Продолжительность теплого периода в днях | | | | | | Преобладающие формы планктона | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | от начала полной гомотермии в конце VI до 1.IX | от 1.IX до 1.XII | всего с конца VI по 1.XII | | т-ра выше 9° | | | т-ра выше 12° | | | водоросли (весна) | копеподы (лето) | |
| | | | | | | с весны по 1.IX | с 1.IX по 1.XII | всего | с весны по 1.IX | с 1.IX по 1.XII | всего | | виды | высота биомассы |
| 1949 | 0 | 6700 | 6540 | 13240 | — | 28 | 30 | 58 | — | 0 | — | Cyclotella | Epischura | Относительно высокая |
| | 25 | 2092 | 5920 | 8012 | | 0 | 24 | 24 | 0 | 0 | 0 | | | |
| 1950 | 0 | 7000 | 6700 | 13700 | 13540 | 34 | 30 | 64 | 15 | 5 | 20 | Melosira | Cyclops | Высокая |
| | 25 | 3530 | 5000 | 8530 | 9450 | 15 | 5 | 20 | 5 | 0 | 5 | | | |
| 1951 | 0 | 5000 | 2630 | 7630 | 11700 | 20 | 0 | 20 | 0 | 0 | 0 | Cyclotella | Epischura | В конце лета высокая |
| | 25 | 2060 | 2300 | 4360 | 7060 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | | | |
| 1952 | 0 | 6680 | 8180 | 14860 | 9310 | 34 | 44 | 78 | 10 | 6 | 16 | „ | „ | Относительно низкая |
| | 25 | 2650 | 5950 | 8600 | 4950 | 0 | 40 | 40 | 0 | 0 | 0 | | | |
| 1953 | 0 | 6660 | 5360 | 12020 | 14840 | 36 | 0 | 36 | 14 | 0 | 14 | Melosira | Cyclops + Epischura | |
| | 25 | 4060 | 3800 | 7940 | 10010 | 20 | 0 | 20 | 8 | 0 | 8 | | | |

водные районы, где продолжают развиваться и зазимовывают, рассеиваясь в толще вод. Но для дальнейшего массового развития циклопов будущим летом необходимо второе условие, а именно — чтобы это лето и особенно первая его половина были тоже «теплыми». Только при сочетании этих условий циклопы вытесняют всюду Epischura, распространяясь широко даже в глубоководных районах. Аналогичные условия благоприятны и для развития других относительно теплолюбивых обитателей Байкала — коловраток, инфузорий-сувоек и т. д. и даже кладоцеры Daphnia longispina, Bosmina longirostris, иногда Diaptomus graciloides и другие копеподы появляются в такие годы в глубоководных районах, но преимущественно лишь по соседству с мелководьями. Если же первая половина лета холодная, то развитие циклопов, идущее медленными темпами, летом мало усиливается, особенно в глубоководных районах. Таким было, например, лето 1951 г., в течение которого, несмотря на благоприятные условия осени 1950 г., циклопы в открытых районах были очень малочисленны. Примером такой же задержки в развитии циклопов летом может быть и 1953 г. Вторая половина лета и осень 1952 г. были теплыми; циклопы появились в значительном количестве не только в открытых мелководьях, но и в глубоководных районах. Но после вскрытия Байкала ото льда, весной и в первую половину лета до середины июля 1953 г., вода прогревалась очень медленно, развитие циклопов в глубоководных районах задержалось, и преобладание сохранилось за Epischura.

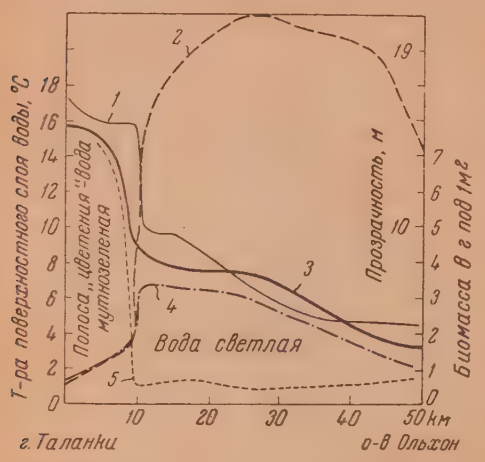


Рис. 17. Разрез от губы Таланки на о-в Ольхон поперек Байкала (расстояние — 50 км) 16 июля 1950 г.

*1* — температура, *2* — прозрачность, *3* — биомасса всего зоопланктона, *4* — биомасса Epischura, *5* — биомасса Cyclops

Для Epischura температурные условия второй половины лета и осени также небезразличны, но для нее, в противоположность циклопам, излишне высокие температуры воды являются фактором отрицательным. Нередко этот рачок в такие годы заражается сапролегнией и в массовом количестве погибает, что было установлено еще В. Н. Яснитским (1930). Относительно низкая биомасса Epischura, как и всего зоопланктона, наблюдается также в годы с особенно суровым температурным режимом вод в летнее время.

На большую роль температурного фактора в развитии и распределении планктона в летнее время указывают также следующие наблюдения.

1. На рис. 17 показано распределение температур, прозрачности и копеподного планктона на уже упомянутом выше разрезе от губы Таланки поперек Байкала на о-в Ольхон 16 июля 1950 г. Температура воды и рачки распределялись здесь следующим образом. Вдоль берегов губы Таланки, где температура воды на поверхности и на глубине 10 м была равна 16—17°, наблюдалось сильное «цветение» воды и было очень мало Epischura, но зато был очень многочислен циклоп. В 10 км от берега, за зоной интенсивного цветения водорослей, где температура воды на поверхности колебалась от 8 до 10°, численность циклопов резко упала, и преобладание перешло к Epischura, хотя и последняя не была здесь особенно многочисленна.

2. На разрезе от Ушканьих о-вов вдоль Байкала на о-в Ольхон 4 сентября 1951 г. (протяжение — около 70 км; рис. 18) и на разрезе поперек Байкала в средней его части 1 сентября того же года биомасса ракового планктона изменяется явно параллельно изменению темпера-

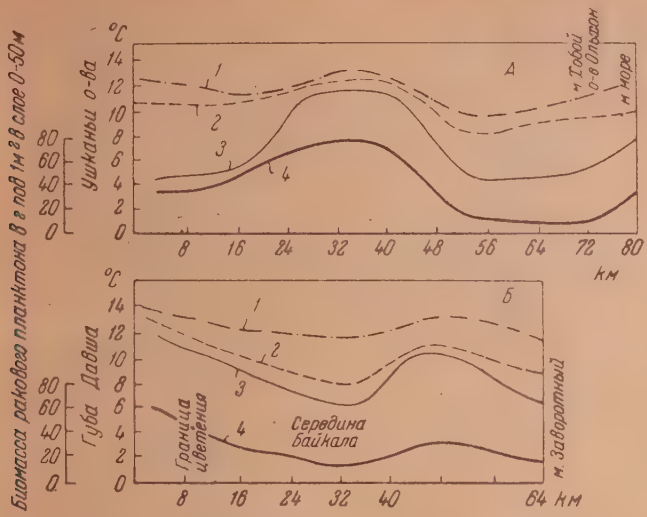


Рис. 18. *А* — разрез: Ушканьи о-ва — о-в Ольхон — Малое Море 4 сентября 1951 г.; *Б* — разрез: губа Давша — мыс Заворотный 1 сентября 1951 г.

*1* — температура воды на поверхности, *2* — на глубине 10 м, *3* — на глубине 25 м, *4* — биомасса ракового планктона в слое 0—50 м в г под 1м²

туры (преобладает всюду Epischura), причем наиболее высокая биомасса рачков имеет место при температуре на поверхности от 12 до 13° и на глубине 10 м от 10 до 11°.

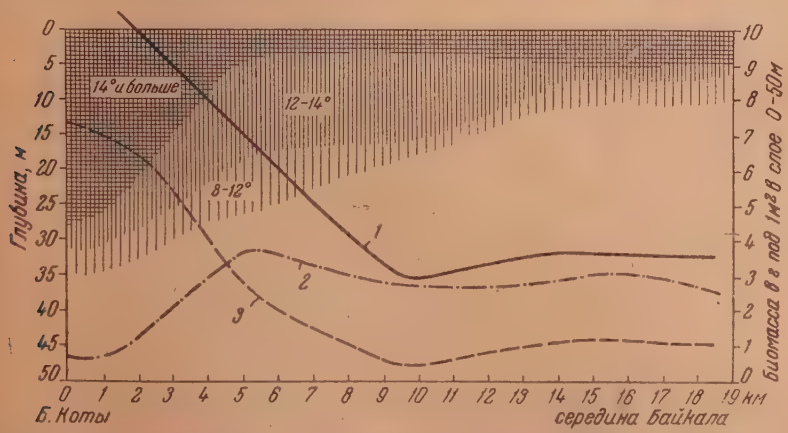


Рис. 19. Распределение температуры и биомассы ракового планктона в слое 0—50 м на разрезе: Большие Коты — середина Байкала 13 августа 1953 г.

*1* — биомасса общая, *2* — биомасса Epischura, *3* — биомасса Cyclops

3. На разрезе от Больших Котов (западный берег, район биостанции) поперек Байкала 13 августа 1953 г. (рис. 19) мы опять-таки видим, что наиболее высокая биомасса Epischura соответствует температуре в 12—

14° в верхнем 10-метровом слое и от 8 до 12° — на глубине 25 м, тогда как наиболее высокая биомасса циклопов наблюдается в зоне, где температура от поверхности до 25 м — около 14° и больше.

Из этих же материалов следует, что если температура в слое глубин 10—25 м ниже 8°, биомасса Epischura также уменьшается.

Когда к осени температура верхних слоев воды понижается, циклопы, даже в годы их господства, исчезают, и их место частично занимает опять же Epischura как в глубоководных районах, так и на мелководьях. Это хорошо видно, например, из материалов разреза 10 сентября 1953 г. в том же районе, где был сделан разрез 13 августа этого года (рис. 20). К этому времени вода вдоль берегов в районе Больших Котов стала

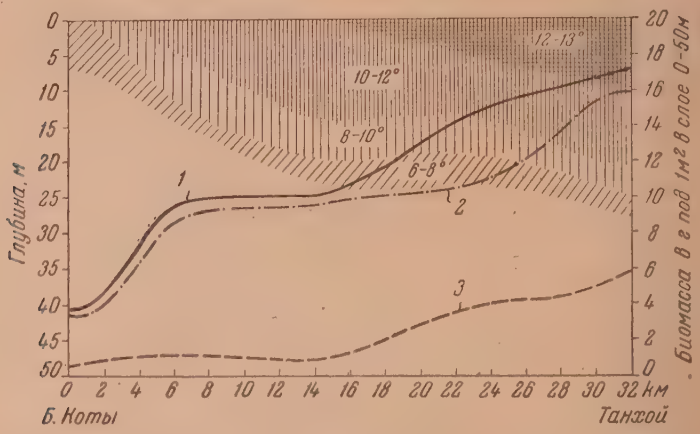


Рис. 20. Распределение температуры и биомассы ракового планктона в слое 0—50 м на разрезе: Большие Коты — Танхой 10 сентября 1953 г.

Обозначения те же, что на рис. 19

холоднее, чем вдали от берега (перед этим преобладали ветры с северо-запада). В связи с этим циклопы вдоль берегов стали исчезать, уступая свое место Epischura.

Обобщая приведенные данные о годовых колебаниях в количественном и качественном составе массовых форм планктона в оз. Байкал, мы должны признать, что только глубокое изучение биологии массовых видов в единстве с условиями их существования, вскрытие межвидовых противоречий, вырабатывающихся в сложном взаимодействии с важнейшими факторами среды — температурой, светом, химизмом вод и т. д., может дать объяснение причинности этих явлений и поможет открыть методы для прогнозов урожаев планктона, что совершенно необходимо в целях рационального использования биологических богатств наших крупных водоемов.

## 2. О вертикальном распределении планктона (рис. 21—27)

В октябре верхние слои воды заметно охлаждаются с одновременным наступлением гомотермии — сначала на уровне 8—9° в слое от 0 до 20—30 м, затем на более низком уровне до 7—6° и т. д., причем слой с приблизительно одинаковыми температурами становится все более мощным. Полная гомотермия всей громадной толщи вод Байкала в южной части его наступает около середины ноября при температуре 3,6—3,8°. Наступление гомотермии сопровождается мощными конвекционными токами, которые, наряду с ветровой циркуляцией, оказывают громад-

Рис. 21. Схема вертикального распределения Epischura baicalensis в слое 0—250 м в 1949 г. в районе Больших Котов, в 1,5 км от берега, над глубиной 600—800 м в светлое время суток

*1* — науплиусы, *2* — копеподиты, *3* — половозрелые; каждый значок означает 1000 экз. в 1 м³, более 500 экз., приняты за 1000; менее 500 экз. обозначены: *4* — половозрелые, *5* — копеподиты. Материал получен обловом количественной сетью из газа № 55—60

ное влияние на распределение планктона. Вместе с токами воды мелкие формы планктона перемешиваются в толще вод и рассеиваются. Однако это осеннее рассеивание планктона по вертикали нельзя свести целиком к механическому перемешиванию. Так, например, Epischura старших возрастных групп стремятся в этот период удерживаться в более глубоких слоях, на глубине 100—200 м и более.

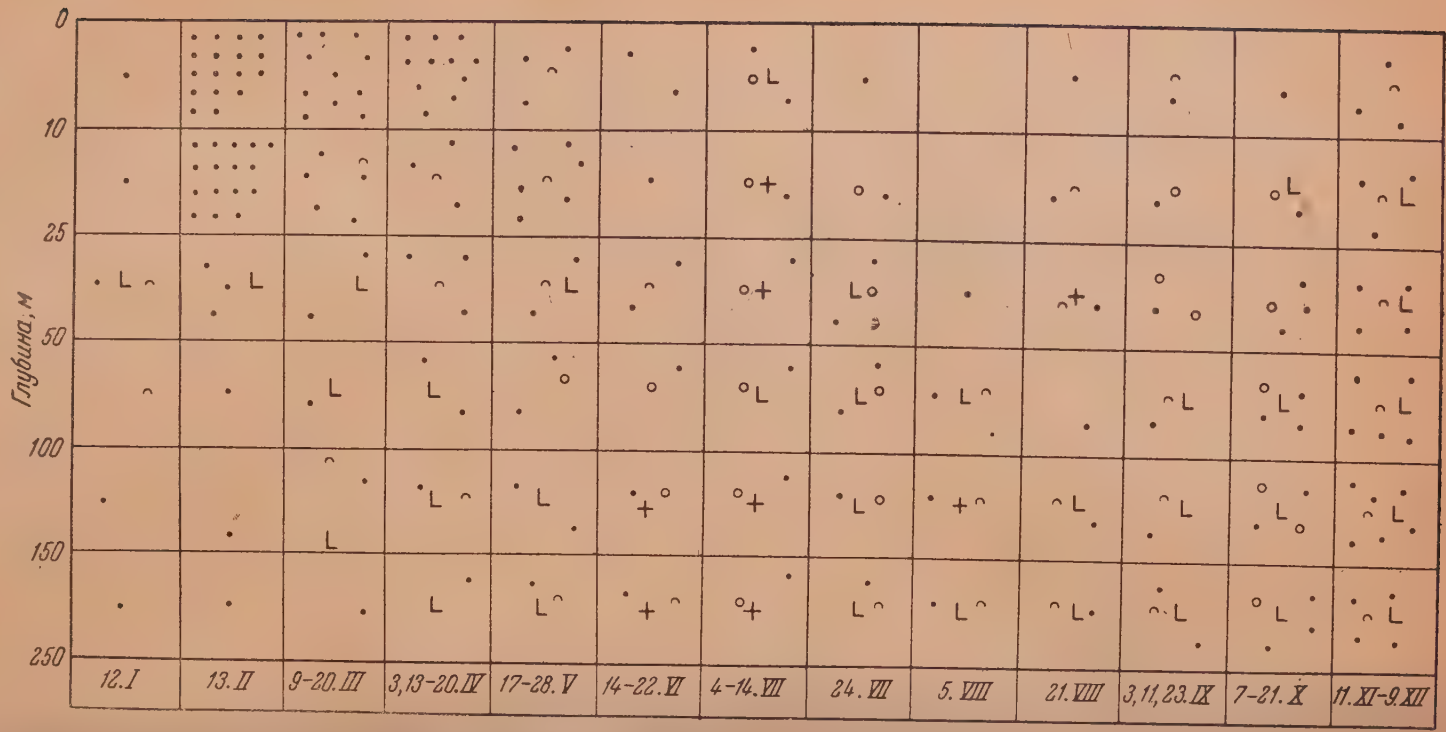


Рис. 22. Схема вертикального распределения Epischura baicalensis в слое 0—250 м в 1950 г. в районе Больших Котов, в 1,5 км от берега, над глубиной 600—800 м в светлое время суток

Обозначения те же, что на рис. 21

Рис. 23. Схема вертикального распределения Cyclops baicalensis в слое 0—250 м в 1950 г. в районе Больших Котов, в 1,5 км от берега, над глубиной 600—800 м в светлое время суток

Обозначения те же, что на рис. 21

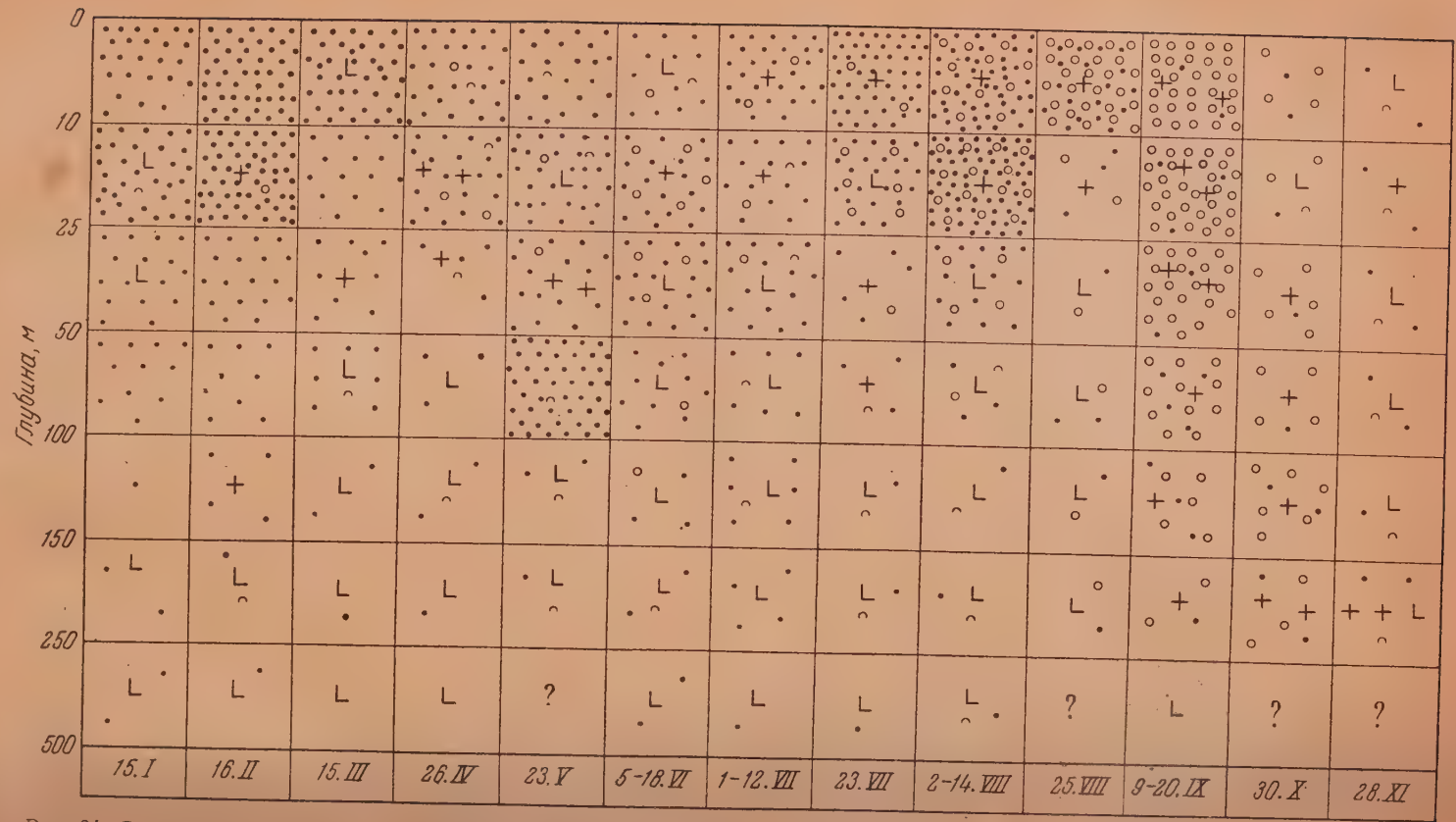


Рис. 24. Схема вертикального распределения Epischura baicalensis в слое 0—500 м в 1951 г. в районе Больших Котов, в 1,5 км от берега, над глубиной 600—800 м в светлое время суток

Обозначения те же, что на рис, 21

В начале подледного периода немногочисленные, подготавливающиеся к вегетации диатомеи еще рассеяны более или менее равномерно в толще вод, но к февралю наибольшее количество их оказывается в верхнем слое, а затем и под самым льдом, где в это время появляются и перидинеи. В феврале верхние слои воды постепенно насыщаются также коловратками, инфузориями, преимущественно из Tintinnidae, науплиусами Epischura, поднимающимися к этому времени из глубин, где в основном и происходит их отрождение (рис. 21—24).

В конце февраля, в марте и в апреле имеет место уже резкая вертикальная дифференцировка в распределении планктона. Под самым льдом накапливаются перидинеи, диатомеи и т. д. В марте диатомея Melosira baicalensis в годы ее урожая также концентрируется в самом верхнем, подледном слое воды и по мере размножения постепенно распространяется вглубь. Концентрация ее в слое 0—10 м доходит в это время до 200—300 тыс. клеток и более в 1 л. Диатомея Cyclotella baicalensis (в годы ее урожая) в противоположность Melosira, в течение всего периода развития в общем довольно равномерно распределяется в толще вод до глубины 100—200 м, и в верхних слоях численность ее лишь не намного превышает численность в ниже лежащих слоях (рис. 25). Кроме диатомей и перидиней, весной подо льдом в некоторые годы в громадном количестве появляются зеленые жгутиконосцы. Прозрачность воды, достигающая в декабре — январе в открытых районах 20—30 м и более, понижается в феврале и марте до 10—6 м.

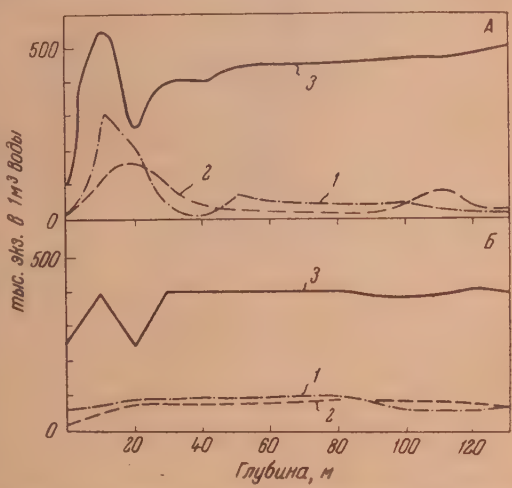


Рис. 25. Вертикальное распределение диатомеи Cyclotella baicalensis и рачка Epischura в районе Больших Котов, в 1,5 км от берега, над глубиной 600—800 м; *А* — 4—11 апреля, *Б* — 4 июня 1949 г. Водоросли даны по материалам осадочного метода, рачки обловлены сеткой из газа № 60

*1* — Epischura науплиусы, *2* — Epischura копеподиты, *3* — Cyclotella

Суточные вертикальные миграции рачков в подледный период имеют свои особенности. По наблюдениям Г. Ф. Мазеповой, копеподитные стадии циклопов подтягиваются в верхний подледный слой воды не к ночи, как летом, а во вторую половину дня, около 14 час., причем собираются они под самым льдом, занимая слой в 0—10 см, а к 16—18 час. рассеиваются в ниже лежащих слоях на глубине 5—15 м. У науплиусов миграции подо льдом менее резко выражены, чем у копеподитов. По наблюдениям Л. Н. Могилева, Epischura поднимается в верхний 5-метровый слой также во второй половине дня и опускается вечером. Как у Epischura, так и у циклопов в конце ночи имеет место, повидимому, новая концентрация в верхнем слое и затем — опускание утром. В первую половину дня рачки держатся на глубине от 5 до 15—20 м; при этом замечено, что в ясные солнечные дни, когда свет через лед проникает глубоко в толщу вод, особенно в участках, свободных от снега, рачки держатся глубже, чем в пасмурные дни. В пасмурные дни вообще вертикальные миграции рачков подо льдом выражены очень слабо.

После вскрытия Байкала ото льда, в мае и июне снова наступает период интенсивного конвекционного перемешивания водной толщи, всту-

пает в действие также и ветровое перемешивание. Вода в верхних слоях постепенно нагревается, и нарастает гомотермия сначала в верхних слоях, на уровне 2—3°, а затем, к концу июня, наступает более или менее полная весенняя гомотермия всей толщи вод. Планктон в верхних слоях воды в этот период редеет и рассеивается, начинается массовое отмирание весенних водорослей и опускание их вглубь. Рассеивается в толще вод и зоопланктон, а половозрелые Epischura опускаются в глубокие слои и приступают к размножению.

С момента наступления летнего распределения температур в вертикальном распределении планктона происходят крупные изменения. В годы урожая Melosira нити ее, медленно погружаясь вглубь, образуют в разных горизонтах скопления, особенно густые в придонных слоях. Эти скопления располагаются как бы ярусами, очевидно, соответственно периодам бурного развития, сменяющимся периодами угасания, на что указывалось выше.

В конце июня и в июле происходит новое перемещение всех групп зоопланктона в верхние слои воды. В течение всего лета основная масса циклопов (в годы их обилия) держится в самом верхнем слое воды от 0 до 25—30 м (рис. 23). В годы господства Cyclotella и отсутствия циклопов Epischura в открытых районах в течение всего лета до глубокой осени продолжает также держаться в слое от 0 до 30—50 м (рис. 21 и 24). Но в годы обилия Melosira и циклопов старшие копеподитные стадии Epischura предпочитают глубокие слои (рис. 22).

Вертикальные суточные миграции рачков летом хорошо выражены. По наблюдениям Л. Н. Могилева и Г. Ф. Мазеповой, а также и по более ранним исследованиям А. А. Захваткина (1932) и нашим, подъем Epischura и Macrohectopus к поверхности происходит вечером (в июле — около 20—22 час.). Рачки в первую половину ночи обычно густо заселяют верхний 2—5-метровый слой воды, где удерживаются до полуночи. После этого они несколько рассеиваются, а к утру снова концентрируются в верхнем слое, после чего опускаются в более глубокие слои, где и остаются весь день. В светлое время суток на разрезах по Байкалу летом мы обнаруживаем основную массу Epischura и Cyclops всегда в слое 0—25 м (пасмурные и туманные дни) или в слое 20—40—50 м (в ясные солнечные дни). После сильных штормов рачки вообще оказываются сильно рассеянными в толще вод (рис. 22 и 23—21 августа 1950 г.), причем после продолжительных жестоких ветров с северо-запада (сарма, горная) молодь рачков вдоль западных берегов в значительной мере гибнет, очевидно, вследствие резкой смены температур.

Следует отметить, что в своих суточных вертикальных миграциях рачки летом пересекают слои с резко различной температурой. В теплое время суток рачки кормятся в верхнем слое, имеющем в июле — августе температуру в 12—15° и выше, а переваривают пищу в слое воды с температурой в 6—8° и ниже.

Обобщая имеющиеся у нас материалы по вертикальному распределению планктона в оз. Байкал, мы приходим к заключению, что сезонная, а для многих видов и суточная смена зон массового обитания является важнейшим элементом их жизненного цикла, вырабатывающимся в процессе приспособления к абиотическим и биотическим факторам среды. Основным моментом в этом процессе является потребность в пище и в необходимых условиях размножения. Под мощным влиянием абиотических факторов, свойственных водоему, и особенно температурного и светового режимов, в процессе приспособления вырабатывались не только определенные комплексы обитателей толщи вод, но и сложные взаимоотношения между видами внутри этого комплекса. Из них наиболее важны, безусловно, пищевые взаимоотношения. Через смену зон обитания, сезонную или суточную, отдельные виды обитателей толщи вод вступают в непосредственный контакт между собою или, наоборот, стремятся актив-

но избежать этого контакта (см. об этом ниже). Таким образом, как сезонная, так и суточная смена зон обитания не что иное, как конкретное выражение одной из важнейших сторон межвидовых противоречий, создающихся главным образом на основе пищевых взаимоотношений под мощным влиянием абиотических факторов среды. Прямое действие факторов водной среды на вертикальное распределение планктона, например механическое перемешивание вследствие конвекционных токов, прямое действие света и т. д., имеет в смене зон обитания подчиненное значение.

### 3. О трофических связях между обитателями пелагиали Байкала

Основным фитопланктофагом в Байкале, как уже было отмечено, является рачок Epischura baicalensis (Кожова, 1953). Фитопланктоном питаются также молодь бокоплава Macrohectopus (Вилисова, 1952), некоторые крупные коловратки (Synchaeta pachypoda, Notholca acuminata, Asplanchna и др.) и инфузории. Такие фильтраторы, как ветвистоусые рачки Daphnia longispina, Bosmina longirostris и др., в пелагиали Байкала встречаются лишь единично.

Epischura и отчасти циклопы служат основной пищей омулю, бычкам Cottocomephorus и молоди голомянок. Молодь Epischura истребляют также циклопы, являющиеся в основном хищниками (Мазепова, 1952), и бокоплав Macrohectopus. Старшие возрастные группы голомянок питаются бокоплавом Macrohectopus, молодью бычков и своей собственной. Молодь бычков составляет также значительную долю рациона омуля. Бычки Cottocomephorus и голомянки являются главной пищей байкальского тюленя (Иванов, 1938). Таковы основные пищевые связи среди обитателей толщи вод Байкала. Исходным, первичным звеном всей этой пищевой цепи являются прежде всего весенние формы диатомей и отчасти перидиней.

Возникает вопрос: когда, как и в каких количественных отношениях осуществляется контакт между главными звеньями пищевой цепи в открытых водах Байкала?

Как уже было отмечено, биологическая весна в Байкале начинается в феврале — марте, когда в верхних слоях воды накапливаются способные к вегетации водоросли. Как раз к этому времени достигает максимума численность науплиусов первой (зимне-весенней) генерации Epischura, которые, отрождаясь в глубоких слоях воды, в феврале — марте всплывают наверх, в зону фотосинтеза. Рост науплиусов и их превращение в копеподитные стадии идет весной параллельно увеличению биомассы водорослей в зоне фотосинтеза (рис. 1 и 3), а вертикальное распределение водорослей (рис. 25) вполне совпадает с вертикальным распределением Epischura. Однако такой параллелизм в течение всей весны наблюдается лишь в годы господства диатомеи Cyclotella и обилия перидиней, за счет которых эти рачки в основном и питаются. При этом, однако, обращает на себя внимание тот факт, что биомасса рачков в течение всей весны в годы господства Cyclotella во много раз превышает биомассу этой диатомеи в одном и том же слое воды. Например, в 1949 г. (рис. 1 и 3) в апреле биомасса Epischura в районе Больших Котов в слое 0—50 м достигала 10—20 г под 1 м² (0,2—0,4 г в 1 м³), а биомасса всех водорослей (без перидиней) в том же слое — всего лишь 0,5—1 г (10—20 мг на 1 м³), т. е. была примерно в 20 раз меньше биомассы рачков. Биомасса перидиней в этом году не была исследована; она могла быть высокой, но перидинеи густо заселяют лишь самый верхний слой воды и обычно появляются в Байкале на короткий срок, поэтому большого значения в питании рачков в течение всей весны, очевидно, иметь не могут, хотя в период их развития они составляют существенную долю пищевого рациона рачков, коловраток, инфузорий и т. д. В годы господства диатомеи Cyclotella именно последняя является главным источником питания

Epischura, по крайней мере, в течение всей весны и отчасти первой половины лета. Поэтому выедание должно играть значительную роль в регулировании численности Cyclotella, и чтобы поддержать эту численность, она должна обладать очень высокой энергией размножения. В свою очередь, колебания урожая Cyclotella должны отражаться на состоянии популяции Epischura.

Совсем другая картина наблюдается в годы обилия диатомеи Melosira. В такие годы лишь в начале периода вегетации (февраль — март), когда численность Melosira еще невелика, увеличение биомассы водорослей и рачков идет параллельно (рис. 2 и 4), а вертикальное распределение рачков совпадает с вертикальным распределением водорослей. Но когда численность Melosira становится очень высокой, Epischura исчезает из зоны фотосинтеза, перестает здесь размножаться, и корреляция между распределением рачков и Melosira становится отрицательной (рис. 26 и 27), а нарастание биомассы рачков резко отстает от темпов нарастания биомассы водорослей (рис. 2 и 4). Так, в апреле 1950 г. сырой вес Melosira достигал в районе Больших Котов в слое 0—50 м под 1 м² 150 г, кроме того, здесь было перидиней не менее 100 г, всего до 250 г, или до 5 г, в 1 м³ в среднем на слой 0—50 м, причем в верхнем 10-метровом слое концентрация водорослей, вероятно, достигала 15—20 г в 1 м³. В этот же период биомасса Epischura не превышала под 1 м² 3—5 г в слое 0—50 м (60—100 мг в 1 м³), т. е. была в десятки раз меньше биомассы водорослей. Аналогичная картина наблюдалась в 1953 г. (рис. 7). В апреле этого года биомасса Melosira с примесью других водорослей в слое 0—25 м под 1 м² достигала не менее 100 г (4 г в 1 м³), а биомасса Epischura в это же время была всего лишь 1—2 г (40—80 мг в 1 м³). Если принять во внимание, что производительность Melosira должна во много раз превышать ее максимальную биомассу, то становится ясным, что в годы урожая Melosira лишь очень малая доля ее продукции идет в пищу фитопланктофагам, основная же часть колоний этой водоросли разлагается в толще вод или уходит на дно и выедание ее в зоне фотосинтеза практически не имеет значения.

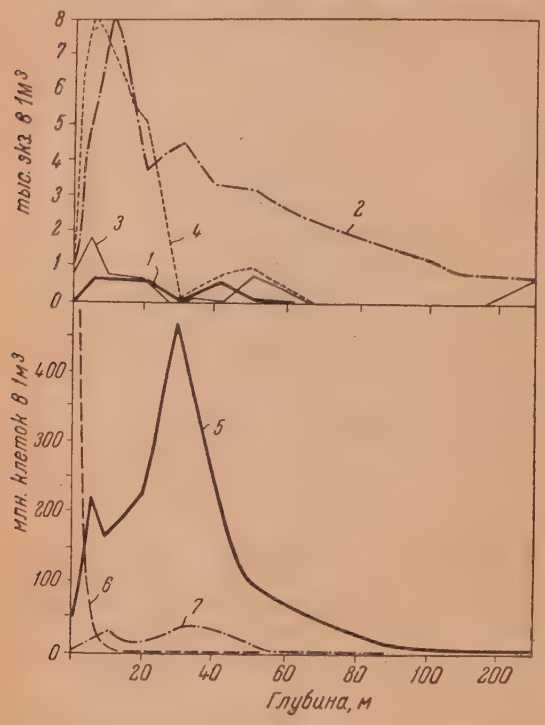


Рис. 26. Вертикальное распределение массовых форм планктона в районе Больших Котов 28 апреля 1950 г. (осадочный метод)

1 — Epischura копеподиты, 2 — Epischura науплиусы, 3 — Cyclops копеподиты, 4 — Cyclops науплиусы, 5 — Melosira, 6 — Peridinei, 7 — Synedra

После того как температура верхних слоев воды достигает 6—8° и более, во взаимоотношениях между фитопланктоном и его потребителями наступают значительные изменения. В глубоководных районах, вдали от обширных мелководий, переход от весеннего режима к летнему очень

сглажен, так как прогревание воды идет очень медленно; нередко в конце июля, а в холодные годы — даже в августе в зоне фотосинтеза продолжают встречаться весенние формы диатомей, и контакт между ними и их потребителями резко не нарушается. По соседству с мелководьями к весенним диатомеям примешиваются в том или ином количестве теплолюбивые виды диатомей и других водорослей, а в теплые годы — и синезеленые Anabaena, Gloeotrichia и т. д. Все эти водоросли, и особенно диатомеи, летом всегда можно обнаружить в желудках Epischura.

Однако общая биомасса этих водорослей в открытых районах летом бывает всегда намного ниже биомассы зоопланктона, которая как раз летом и достигает годового максимума (рис. 1—7).

Обратная корреляция в развитии фито- и зоопланктона в летнее время, как известно,— обычное явление в крупных бассейнах. К. В. Беклемишев (1953) считает достаточным объяснением несовпадения максимумов численности фито- и зоопланктона более медленное развитие последнего. По Гарвею, разделение во времени массового развития диатомей и ракообразных в морях определяется условиями существования, причем для диатомовых важны условия, существующие в данный момент, а для ракообразных — условия предшествующего их массовому развитию периода (Зенкевич, 1951). По мнению Б. П. Мантейфеля, в летний период главной пищей для копепод-фитопланктофагов в море служат не диатомеи, а развивающиеся за счет отмирания водорослей бактерии и инфузории (наннопланктон), которые более ценны в пищевом отношении, чем диатомеи (Мантейфель, 1941). Иногда отрицательную корреляцию между количеством зоопланктона и фитопланктона в некоторых конкретных случаях объясняют выеданием последнего.

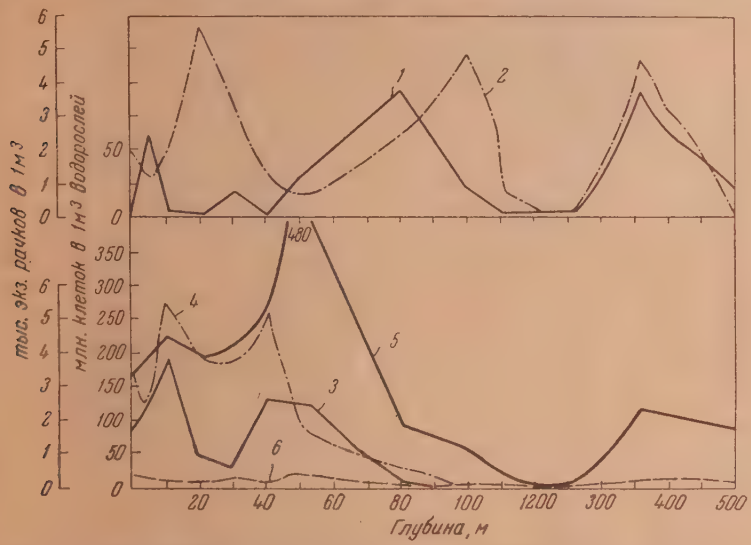


Рис. 27. Вертикальное распределение массовых форм планктона в районе Больших Котов 23 мая 1950 г. (осадочный метод)

*1* — Epischura копеподиты, *2* — Epischura науплиусы, *3* — Cyclops копеподиты, *4* — Cyclops науплиусы, *5* — Melosira, *6* — Synedra и др.

По нашим наблюдениям, в Байкале какого-либо резкого несоответствия между ростом биомассы фитопланктофагов и наличием корма для них летом не существует. Хотя численность водорослей, и тем более диатомей, летом по сравнению с весной в открытых районах резко понижена, питание рачков Epischura и других планктофагов в этот период даже более разнообразно, чем весной, и в пищевом отношении, пови-

димому, действительно более ценно. Оно состоит в основном из следующих групп кормовых объектов: 1) из летних диатомей, причем не только типично планктонных, но и донных, поднимаемых волной со дна мелководий и всюду разносимых течениями; такие диатомеи, как Gomphonema, Navicula, Cymbella и т. д., наряду с типично планктонными — Asterionella, Synedra и т. д., обычны в желудках Epischura в летний период; 2) из остатков весенних форм диатомей, погрузившихся в глубокие слои, где обычно предпочитают жить в разгар лета старшие копеподитные стадии, и особенно половозрелые рачки; 3) из бактерий, численность которых, как показали исследования С. И. Кузнецова (1952), А. Г. Родиной (1952) и О. М. Кожовой (1953—1954), от весны к лету в Байкале резко увеличивается, а концентрация становится достаточно высокой, чтобы рачки могли их отфильтровывать и ими питаться.

Возможно, что бактериальное питание старших копеподитных стадий Epischura летней генерации играет существенную роль в обеспечении потомства будущей зимне-весенней генерации рачков. Косвенно на это указывает тот факт, что наиболее многочисленной зимне-весенняя генерация Epischura бывает в те годы, когда перед этим весной был обильный урожай Melosira. Мы уже указывали, что весной Melosira в зоне фотосинтеза в период максимума развития угнетающе действует на развитие Epischura. Однако за пределами зоны фотосинтеза она вновь привлекает этих рачков из старших копеподитных стадий, которые во второй половине лета обычно и обнаруживаются в зоне скоплений мелозиры на больших глубинах. Таким образом, летом водоросли, в особенности диатомеи, не только сами непосредственно служат объектом питания для фитопланктофагов, но и являются тем источником, за счет которого летом развивается богатый наннопланктон, в том числе бактерии, являющиеся, возможно, важным объектом летнего питания для Epischura и других зоопланктонных организмов. В этом последнем отношении особо важную, хотя и косвенную роль играют опять-таки весенние формы диатомей, особенно Melosira и Cyclotella, так как именно весной, большей частью даже в подледный период и сразу после него, при температуре, не превышающей 4—6°, деятельностью этих диатомей создается основная доля органического вещества в годовом цикле жизни пелагиали Байкала, служащего базой для пищевой цепи, ведущей ко всем последующим ее звеньям, включая рыб-планктофагов.

Лишь на обширных мелководьях наблюдается нередко мощное летнее «цветение» за счет теплолюбивых диатомей и синезеленых водорослей при температурах выше 12—14°. Однако для чисто байкальских форм зоопланктона это «цветение» не имеет существенного кормового значения, так как при указанных выше температурах Epischura и другие байкальцы, а также омуль исчезают, появляясь вновь на мелководьях лишь к осени, по мере охлаждения воды. Если летом течениями вода мелководий увлекается в глубоководные районы или же продолжительное время стоит штилевая и теплая погода, теплые воды вместе с их обитателями распространяются в соседние глубоководные районы, и по краю зоны «цветения» образуется смешанный комплекс форм, обычно довольно богатый как в качественном, так и в количественном отношении (так называемый «краевой эффект»). Такие участки летом охотно посещаются косяками омуля, которые здесь нередко надолго задерживаются.

Жизнь рыб-планктофагов — омуля, бычков Cottocomephorus и молоди голомянок — тесно связана с жизненным циклом и с сезонными изменениями в количестве ракового планктона. Ранее всего последний развивается на обширных мелководьях, в полосе глубин не более 10—20 м, где вода быстро прогревается. Это служит основной причиной весенних привалов рыбы к берегам мелководий. Но площадь с глубинами до 20 м в Байкале очень невелика и не превышает, вероятно, 150—200 тыс. га, или $^1/_{20}$—$^1/_{15}$ общей площади Байкала. Лишь к концу июля максимум

копеподного планктона передвигается в открытые районы, богатые зоопланктоном участки значительно расширяются, и в августе — сентябре пригодная для нагула рыбы площадь, относительно богатая кормом, может занимать по всему Байкалу до 1 млн. га, или $^1/_3$ его площади. Таким образом, если весной, вследствие слабого развития мелководий, запасы корма для омуля и бычков в Байкале находятся в сильном дефиците и выедание планктона бывает выражено довольно ясно в участках, где концентрируется рыба, то летом, и особенно во вторую его половину, далеко не вся пригодная для нагула акватория используется рыбами при современной их численности и видовом составе.

Приведенные здесь материалы указывают на то, что, хотя численность планктофагов, безусловно, находится в известной зависимости от наличия корма, зависимость эта весьма сложна. Подробнее вопросы об использовании кормов рыбами-планктофагами в оз. Байкал рассматриваются нами в другой статье.

В заключение коснемся вопроса о происхождении комплекса пелагических организмов, населяющих оз. Байкал. При знакомстве с этим комплексом бросается в глаза прежде всего исключительная бедность его видами. В самом деле, как было выше отмечено, из массовых форм водорослей к нему относятся три-четыре вида диатомей, один-два вида перидиней, из зоопланктона важное значение в глубоководных районах имеют лишь Epischura baicalensis, бокоплав Macrohectopus. Основными потребителями последних является всего лишь пять видов рыб, причем из них два вида голомянок и длиннокрылый бычок питаются планктоном главным образом лишь в молодом возрасте. Интересно, что у пелагических рыб Байкала — бычков и голомянок — сильно развит каннибализм: весьма существенную долю пищевого рациона этих рыб составляют их же собственные личинки и мальки. Эта молодь активно ловит рачков, не фильтруя воду, и, повидимому, в состоянии лучше, чем взрослые рыбы, использовать раковый планктон в качестве пищи при слабых его концентрациях, что вообще свойственно глубоководной пелагиали Байкала.

Можно полагать, что причинами бедности видового состава пелагического комплекса в Байкале являются, с одной стороны, суровость и относительное однообразие гидрологического режима открытых вод этого озера, с другой — исторические условия становления этого комплекса. Можно предполагать, что в третичный период, когда режим вод Байкала был значительно мягче, толща вод Байкала была богаче жизнью, чем в настоящее время. В ледниковый период условия жизни в Байкале сильно ухудшились, мощные ледники спускались с окаймляющих озеро высоких хребтов до самой воды. В период максимального оледенения лед, вероятно, надолго сковывал воды Байкала, через толстый ледяной покров лучи света слабо проникали в водную толщу. Все это привело к вымиранию многих светолюбивых и теплолюбивых форм планктона. В этот период и выработался бедный видами, но устойчивый в условиях сурового режима комплекс форм, сохранившийся до настоящего времени. Вероятно, уже в конце ледникового периода проник из Ледовитого океана в Байкал по Енисею и Ангаре или по более древнему, теперь отрезанному, пути через Лену и Витим омуль, ставший здесь важнейшим планктофагом. Вслед за омулем проник в Байкал и тюлень — главный потребитель голомянок и пелагических бычков в настоящее время. В послеледниковое время в пелагиаль Байкала начали внедряться относительно теплолюбивые формы, пережившие ледниковый период в соответствующих убежищах. К ним следует отнести прежде всего байкальского циклопа (Cyclops baicalensis), а также некоторые виды коловраток. Из диатомей к ним же следует отнести и такую массовую в настоящее время форму, как Melosira baicalensis, которая даже в годы ее урожая в ультраглубоководных районах всегда развивается слабее, чем вблизи прибрежных мелководий. Возможно, что в ледниковый период эта диатомея далеко не была такой

массовой в пелагиали Байкала формой, как в настоящее время. На это указывают и результаты изучения колонок глубоководного ила: в них створки Melosira baicalensis преобладают лишь в нескольких верхних сантиметрах слоя ила, в более же глубоких слоях преобладание постепенно переходит к Cyclotella baicalensis.

Для обогащения Байкала новыми видами планктофагов и более полного, чем в настоящее время, использования ракового планктона, запасы которого довольно значительны, необходимо активное вмешательство человека. Особенно важно это вмешательство для обогащения Байкала ценными промысловыми видами рыб-планктофагов, которые вместе с омулем полнее могли бы использовать кормовые ресурсы этого озера, остающиеся недоиспользованными вследствие крайней бедности видового состава современных планктофагов. Сама природа показывает нам путь для такого обогащения. Если бы по каким-либо причинам в Байкал не смог проникнуть из Ледовитого океана омуль, то ценных массовых промысловых рыб в Байкале вообще бы не было, так как промысловое значение и ценность планктофагов — аборигенов Байкала, бычков и голомянок, очень невелика.

## Выводы

1. В разные по метеорологическим условиям годы качественный состав планктона, его биомасса, распределение и общий уровень урожая бывают различными. Намечаются два основных типа развития планктона, связанные между собою переходами: а) тип Melosira baicalensis — Cyclops baicalensis, характеризующийся господством указанной выше диатомеи и широким распространением по всему Байкалу байкальского циклопа; такой тип развития приходится на годы, когда осень предыдущего года была относительно теплой и длительной; для циклопов, кроме того, важны быстрое прогревание и относительно высокие температуры воды в первую половину лета данного года; б) тип Cyclotella baicalensis — Epischura baicalensis, характеризующийся почти полным отсутствием Melosira baicalensis или резкой депрессией в ее развитии, господством диатомеи Cyclotella baicalensis и других водорослей, отсутствием в открытых и тем более в глубоководных районах циклопов и явным господством Epischura. Такой тип развития соответствует годам, когда осень предыдущего года была ранней и холодной, а прогревание вод летом данного года в открытых районах шло медленно и температура воды в верхних слоях не превышала 11—12° или была ниже этого предела.

За 10-летний период наблюдений первый из названных типов развития планктона был свойствен 1943, 1946, 1950, 1953 гг., второй — всем остальным годам.

Замечается, что от осеннего режима вод и от состояния, в каком планктон уходит в зиму (зимний фонд), зависит, при прочих равных условиях, урожай будущего года как в качественном, так и в количественном отношении.

2. В первый период весеннего развития планктона имеет место совпадение зон концентрации диатомовых водорослей и перидиней и главных потребителей фитопланктона — молоди Epischura, некоторых коловраток и т. д.; при этом наблюдается параллелизм в росте биомассы фито- и зоопланктона. В годы господства Cyclotella этот параллелизм сохраняется до конца весны. Но в годы обилия Melosira существует предел численности последней, по достижении которого Epischura и коловратки почти совсем исчезают из зоны фотосинтеза. Однако ниже зоны фотосинтеза снова восстанавливается положительная корреляция между численностью Melosira и Epischura, хотя количество последней в такие годы вообще невелико. В годы обилия Melosira биомасса ее в течение всей весны всегда во много раз больше биомассы зоопланктона, в годы ее отсутствия и

господства Cyclotella, наоборот, биомасса зоопланктона всегда больше биомассы водорослей.

3. Основная доля первичной продукции в толще вод открытого Байкала создается весной, при температуре воды не выше 4—6°. Продукция летнего фитопланктона в открытых и тем более в глубоководных районах Байкала во много раз уступает продукции весеннего периода. Но вместе с тем биомасса зоопланктона от весны к концу лета возрастает, так как условия для его роста и развития летом более благоприятны, чем весной. Несмотря на относительно незначительную насыщенность вод фитопланктоном, питание зоопланктона, и в том числе Epischura, летом становится более разнообразным не только за счет водорослей, но и за счет бактерий, развивающихся в результате отмирания весенних форм водорослей.

4. Весной, до половины июля, богатые кормом нагульные площади для планктоноядных рыб, приуроченные к слабо развитым в Байкале мелководьям, очень невелики, и в мае-июне они занимают не более $^1/_{15}$—$^1/_{20}$ всей площади Байкала. Поэтому кормовые ресурсы для рыб находятся в это время в большом дефиците. Летом же, в конце июля и в августе — сентябре, богатые кормом площади могут занимать до 1 млн. га, или $^1/_3$ площади Байкала, что ведет к недоиспользованию их рыбами-планктофагами при современной их численности и видовом составе.

### Литература


Антипова Н. Л., Кожов М. М., 1953. О сезонных и годовых колебаниях в урожае массовых форм фитопланктона оз. Байкал, Тр. Иркутск. гос. ун-та, т. VII.

Беклемишев К. В., 1953. О взаимоотношениях морского зоопланктона и фитопланктона (автореф.).

Вилисова И. К., 1951. К вопросу о питании байкальского пелагического бокоплава Macrohectopus branizkii Dyb., ДАН СССР, т. XXIX, № 2.

Вотинцев К. К., 1952. Энергия фотосинтеза и сезонные изменения биомассы Melosira baicalensis (Meyer) Wisl., ДАН СССР, т. XXXIV, № 3.

Гусева К. А., 1947. Причины периодичности в развитии фитопланктона Учинского водохранилища, Бюлл. МОИП, отд. биол., т. 11 (6).— 1952. «Цветение» воды, его причины, прогноз и меры борьбы с ним, Тр. Всесоюз. гидробиол. об-ва, т. IV.

Захваткин А. А., 1932. К познанию суточных миграций зоопланктона, Тр. Байкальск. лимнол. станции АН СССР, т. II.

Зенкевич Л. А., 1951. Фауна и биологическая продуктивность моря, т. 1, Изд-во «Сов. наука».

Иванов Т. М., 1936. Байкальская нерпа, ее биология и промысел, Изв. Биол.-Географ. ин-та Иркутск. гос. ун-та, т. VII, вып. 1—2.

Кожов М. М., 1947. Животный мир оз. Байкал, Иркутск.— 1948. Сезонные изменения зоопланктона оз. Байкал, Изв. Биол.-Географ. ин-та Иркутск. гос. ун-та, т. X, вып. 2.

Кожова О. М., 1953. Питание Epischura baicalensis Sars из оз. Байкал, ДАН СССР, т. XC, № 2.

Кузнецов С. И., 1951. Сравнительная характеристика биомассы бактерий и фитопланктона в поверхностном слое воды Среднего Байкала, Тр. Байкальск. лимнол. станции АН СССР, т. XIII.

Лепнева С. Г., 1950. Озера. Жизнь пресных вод СССР, т. III.

Мазепова Г. Ф., 1952. Вертикальное распределение байкальского циклопа в оз. Байкал, Изв. Биол.-Географ. института Иркутск. ун-та, т. XII, вып. 2.

Мантейфель Б. П., 1941. Планктон и сельдь в Баренцовом море, Тр. Полярного н.-иссл. ин-та морск. рыбн. хоз-ва и океанограф., вып. 7.

Мейер К. И., 1930. Введение во флору водорослей оз. Байкал, Бюлл. МОИП, отд. биол., нов. серия, т. 39, вып. 3—4.

Родина А. Г., 1951. О роли отдельных групп бактерий в продуктивности водоемов, Тр. проблем. и тематич. совещ. ЗИН, вып. 1.

Скабичевский А. П., 1929. К биологии Melosira baicalensis (Meyer) Wisl., Русск. гидробиол. журн., т. VIII, № 4—5.

Усачев П. И., 1948. Количественное колебание фитопланктона в Северном Каспии, Тр. Ин-та океанол. АН СССР, т. II.

Яснитский В. Н., 1930. Результаты наблюдений над планктоном Байкала в районе биологической станции за 1926—1928 годы, Изв. Биол.-Географ. ин-та Иркутск. гос. ун-та, т. IV, вып. 3—4.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIV 1955 ВЫП. 1

# НЕКОТОРЫЕ ДАННЫЕ О ФОРМООБРАЗОВАНИИ У ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ [1]

А. Ф. КАРПЕВИЧ

Лаборатория гидробиологии ВНИРО

## ВВЕДЕНИЕ

Разрабатывая вопросы реконструкции фауны южных морей, мы встретились с фактом малой изученности биологии водных беспозвоночных и почти полным отсутствием сведений об их взаимосвязях со средой. Задачи, возникшие в связи с этой проблемой и проблемой воспроизводства рыбных запасов Аральского, Каспийского и Азовского морей в условиях зарегулированного стока их рек, заставили нас обратить сугубое внимание на изучение требований отдельных видов к среде (Карпевич, 1953, 1953а).

Нам нужно было не только выявить взаимосвязи современных форм с привычной для них средой, но и уметь предвидеть их поведение и их морфо-физиологическую изменчивость при любых переменах в режиме водоема. Поэтому мы начали изучение свойств видов, во-первых, в их историческом развитии и, во-вторых, у экологических групп, обитающих в различных условиях. Исследования дрейссен и других моллюсков, проведенные в этом направлении, позволили нам установить морфо-физиологическую характеристику каждой экологической группы и ее зависимость 1) от наследственного основания и 2) от условий ее существования.

При изучении свойств экологических групп дрейссен нам удалось определить действительные свойства и пластичность вида, которые не всегда проявляются в полной мере, а также выявить некоторые пути формирования видов и разновидностей.

Необходимо указать, что даже наиболее передовые советские ихтиологи и гидробиологи — В. В. Васнецов, Н. С. Гаевская, В. И. Жадин, Л. А. Зенкевич, С. Г. Крыжановский, Б. П. Мантейфель, Г. Н. Монастырский, Г. В. Никольский, А. А. Шорыгин и др., разрабатывая теоретические и практические вопросы рыбного хозяйства, основываются фактически на данных о консервативных свойствах организмов и в лучшем случае пытаются определить те условия среды, которые удовлетворяют требованиям отдельных видов. Например, при акклиматизации беспозвоночных и рыб для каждого переселяемого объекта подбирается водоем с таким режимом, в котором новый вид мог бы сохранить свои свойства, и обычно никто из акклиматизаторов не знает, как изменится животное в новых условиях.

Прогнозируя будущий состав и распределение организмов в водоемах с обновленным режимом, мы также чаще всего исходим из консервативных свойств видов, так как не знаем, будут ли изменяться последние и в каком направлении при новом состоянии среды.

В то же время уже появилась насущная потребность вызывать изменчивость у водных животных в нужном нам направлении: например, жела-

[1] Доложено на коллоквиуме ВНИРО 10 декабря 1953 г. Печатается в дискуссионном порядке.

тельно создать стада осетра, севрюги, белуги, судака, леща, рыбца и других рыб, не нуждающихся в пресной текучей воде и способных размножаться в слабо осолоненных водах Каспийского, Азовского, Балтийского и других морей или предустьевых пространствах их рек. Поэтому для гидробиологов и ихтиологов, работающих в области улучшения рыбного хозяйства, теория видообразования является не только интересной теоретической проблемой, но и орудием действия.

Чтобы в дальнейшем избежать неясности в изложении нашего материала, кратко остановимся на терминах, характеризующих экологические связи организмов.

В основу своих эколого-физиологических исследований мы взяли диалектико-материалистическое положение о единстве организма и среды, которое проявляется, по мнению В. В. Васнецова (1953), в приспособленности организма к среде.

В настоящее время для определения взаимосвязей организма и среды наиболее часто употребляются термины «среда», «условия внешней среды» и «условия существования» (Лысенко, 1949; Дубинин, 1953, и др.). Наряду с этим, советские ихтиологи (Васнецов, 1950; Никольский, 1950, 1953; Крыжановский, 1950, 1953) используют несколько иные термины — «частные отношения организма со средой», «среда», «условия среды», смысл которых фактически совпадает с понятием «условия существования» по Т. Д. Лысенко. Об этом пишут С. Г. Крыжановский (1950) и Г. В. Никольский (1953). Но все же различия в терминологии затрудняют чтение статей, поэтому необходимо ее унифицировать. Пока же будем пользоваться следующими понятиями: а) под «средой» мы понимаем объективно существующую природу, окружающую виды в пределах их ареалов; для водных животных — это или весь водоем или отдельные его районы со всеми присущими им особенностями (конфигурацией, объемом, составом воды, течениями, температурой, газовым режимом, растительным и животным населением и т. д.); б) под «условиями существования» понимаются только те элементы среды или тот комплекс факторов среды и в таких пределах их показателей, которые ассимилируются особями вида, из внешних становятся внутренними и без которых существование и воспроизведение особей вида невозможно.

## ПОНЯТИЕ «ВИД»

В конце XVII столетия англичанин Джон Рей (1686—1704) впервые изложил учение о виде [2], а в середине XVIII столетия Карл Линней (1755) создал свою знаменитую систему растительного и животного царства — «Философию ботаники» — и определил понятие «вид». С тех пор было дано очень много определений этой категории, но «до сих пор в биологической науке не существует ясного определения понятия „вид“» (Лысенко, 1951). Как правило, каждое определение вида отражало мировоззрение и философские концепции авторов. Ознакомление с проделанной в этой области работой показывает, какой трудный путь уже пройден наукой в борьбе за правильное разрешение проблемы видообразования и как много еще нужно сделать в этом отношении. Ниже мы приводим только важнейшие формулировки понятия «вид».

Карл Линней (1755) писал: «Видов столько, сколько различных форм создало Бесконечное Существо; формы эти сообразно законам, установленным для размножения, произвели много новых существ, но всегда сходных с ними. Следовательно, видов столько, сколько различных форм или строений встречается в настоящее время» [3]. Линней был идеалистом. Он не признавал эволюции органического мира и не придавал значения изменчивости организмов. Линней обратил внимание на проходящие, но стойкие черты, на временные, но ярко выраженные свойства организмов — на постоян-

[2] Цитировано по В. Л. Комарову (1945).
[3] Цитировано по В. Л. Комарову (1945, стр. 6).

тво, консервативность и неизменность их формы. Он не сомневался в реальном существовании видов и только систематизировал и описал, по его мнению, извечно существующие формы растений и животных. Однако он отметил различную степень своеобразия организмов.

Жан-Батист Ламарк (1744—1829) писал: «Видом было названо всякое собрание сходных особей, происшедших от других, им подобных особей» (1935, стр. 57). «Что касается видов, их постоянство относительно и неизменность их носит исключительно временный характер. Тем не менее, с целью облегчить изучение и познание огромного количества разных тел, не бесполезно прибегнуть к названию в и д а как к обозначению всякой группы сходных особей, сохраняющих из поколения в поколение неизменным свое состояние, пока условия их положения (существования.— *А. К.*) не изменятся настолько, чтобы вызвать перемену в их привычках, характере и форме» (стр. 71—72). Ламарк опроверг метафизические воззрения Линнея, он не только заметил изменчивость в органическом мире, но и указал на ведущую роль условий существования в изменении организмов.

Чарльз Дарвин (1939) разработал теорию эволюции органического мира и доказал, что виды происходят один от другого. «Этим самым было показано, что живая природа имеет свою историю, свое прошлое, настоящее и будущее. В этом заключается одна из бессмертных заслуг теории Дарвина» (Лысенко, 1951). Но Дарвин не дал четкого определения вида, его мировоззрение, его концепция эволюциониста помешали этому. Изучая основной атрибут материи — изменчивость, он видел и консервативные свойства организмов — относительное постоянство видов, но он не нашел формы для воплощения диалектического противоречия (консервативность — изменчивость) развивающейся живой природы. Поэтому он не мог установить хотя и временных, но вполне реальных граней между видами и разновидностями. Дарвин указывал, что имеется огромное затруднение при определении понятий вида, подвида, разновидности и между ними провести грань невозможно, а потому, писал он, «термин вид я считаю совершенно произвольным, придуманным ради удобства для обозначения групп особей, близко между собой схожих, и существенно не отличающимся от термина разновидность» (1938, стр. 308).

К. А. Тимирязев (1937) указывал: «Вида, как категории, строго определенной, всегда себе равной и неизменной, в природе не существует; утверждать обратное — значило бы действительно повторять старую ошибку схоластиков-«реалистов». Но рядом с этим, и совершенно независимо от этого вывода, мы должны признать, что виды — в наблюдаемый нами момент — имеют реальное существование, и это — факт, ожидающий объяснения» (стр. 183). Таким образом, К. А. Тимирязев, как и Дарвин, затруднялся дать определение категории вида, но он считал, что виды реально существуют в природе.

Некоторые последователи Дарвина определяли понятие вида, исходя из различных сторон его теории или из представлений Дарвина об этом систематическом подразделении.

Например, С. И. Коржинский (1892) придавал основное значение расам. Он писал: «Виды это расы, вполне сформированные, с вымершими промежуточными формами, не смешивающиеся между собой на площади их общего обитания».

А. П. Семенов-Тян-Шанский (1910) придавал первостепенное значение происхождению вида и его морфо-физиологической изоляции при установлении его критериев.

В. Л. Комаров (1945) признавал реальное существование видов в природе. Он, как и Ламарк, пытался найти четкие грани видов и причины, вызывающие их появление. «Вид есть совокупность поколений, происходящих от общего предка и под влиянием среды и борьбы за существование обособленных отбором от остального мира живых существ, вместе с тем вид есть определенный этап в процессе эволюции» (1945, стр. 373).

У И. В. Мичурина (1948) нет определения понятия «вид». Он главным образом интересовался способами созидания видов. «Правильного исчерпывающего понятия о том, как создавала и до сих пор безостановочно создает бесчисленные виды растений природа, мы пока не знаем. Для нас в данное время гораздо полезнее понять, что мы вступили в тот этап своего исторического развития, в котором теперь можем лично вмешиваться в действие природы и, во-первых, значительно ускорить и численно увеличить формообразование новых видов и, во-вторых, искусственно уклонить строение их качеств в более выгодную сторону для человека». Таким образом, после Дарвина И. В. Мичурин поставил очень важные вопросы в проблеме видообразования; он подчеркнул, что виды в природе создавались медленно, что человек должен найти пути для ускорения изменчивости видов и — самое главное — что эту изменчивость можно направить по желательному для человека пути. И. В. Мичурин, как и Дарвин, знал о существовании изменчивости и консервативности организмов. При выведении новых сортов он считался с наследственными свойствами видов, но базисом для своих опытов он избрал основное свойство материи — изменчивость. Более того, вызывая изменчивость у какого-либо вида и получив желаемый сорт, он стремился закрепить его, сделать наследственными его свойства. И. В. Мичурин фактически показал, что вид есть проявление единства противоположностей — изменчивости и консервативности — в живой природе.

Т. Д. Лысенко (1951) писал: «Вид — это обособленное, качественно определенное состояние живых форм материи. Существенной характерной чертой видов растений, животных и микроорганизмов являются определенные внутривидовые взаимоотношения между индивидуумами». В этом определении Т. Д. Лысенко подчеркивает качественную обособленность вида от других систематических категорий, которая проявляется как в новом типе обмена, так и во взаимоотношениях особей внутри вида. Тем самым указываются основные пути дальнейших исследований свойств вида.

Однако и это определение не всесторонне, и многие авторы, не удовлетворенные им, предлагают свои (Никольский, 1954; Павлов, 1953; Крыжановский, 1953, и др.). Наиболее полное определение вида дает Г. В. Никольский (1954, стр. 7): «Вид есть объективно существующая реальность, а не выдуманное учеными абстрактное понятие». «Вид есть свободно скрещивающееся сообщество организмов, все время обновляющееся в результате смерти старых особей и нарождения молодых. Вид характеризуется относительной морфобиологической стабильностью, являющейся результатом приспособления к определенной среде, в которой вид формировался и живет. Изменчивость в пределах вида не выходит за границы его морфобиологической специфики. Признаки вида отражают приспособление к определенным условиям существования. Вид занимает определенную область распространения, в пределах которой условия существования соответствуют его морфобиологическим особенностям.

И все же все имеющиеся определения не дают возможности четко отличать вид от разновидности в природе.

## НЕКОТОРЫЕ ПУТИ ВОЗНИКНОВЕНИЯ РАЗНОВИДНОСТЕЙ И ВИДОВ

В течение почти 100 лет взгляды Ч. Дарвина на происхождение видов принимались большинством биологов как наиболее правильные, и только работы В. И. Мичурина и Т. Д. Лысенко заставили заново пересмотреть привычные положения. Остановимся более подробно на точках зрения Ч. Дарвина и Т. Д. Лысенко, как исходных в развернувшейся дискуссии (Дворянкин, 1953; Крыжановский, 1953; Нуждин, 1953; Павлов, 1953; Турбин, 1953, и др.).

Дарвин считал, что виды появляются в результате индивидуальной и постепенно накапливающейся изменчивости в зависимости от изменений среды. Но благодаря внутривидовой конкуренции выпадают особи наименее приспособленные, а выжившие формы образуют виды, более или менее резко отличные друг от друга. Дарвин полагал, что разновидности возникают под влиянием изменяющейся среды и самое малое отклонение от нормы уже ведет к образованию вида. «У Линнея разновидности происходят от видов под влиянием среды, а у Дарвина — виды — от разновидностей» (Комаров, 1945, стр. 197).

Развитие в природе Дарвин рассматривал как сплошную, непрерывную линию: «...Я считаю индивидуальные различия, хотя они мало интересны для систематики, крайне важными для нас, так как они представляют собой первые шаги к образованию разновидностей, настолько незначительных, что о них, как обыкновенно полагают, не стоит даже упоминать в естественноисторических сочинениях. Разновидности, которые в некоторой степени более различаются между собой и в некоторой степени постоянны, я рассматриваю как ступени к более резко выраженным и постоянным разновидностям, а эти последние как ступени к подвидам, а затем к видам» (Дарвин, 1939, стр. 308).

Дарвин, как мы видели выше, не мог провести граней между видом, подвидом и разновидностью. Но как же в таком случае пользовались этими категориями в науке и практике? Для практических целей Дарвин признавал существование групп в основном во всем схожих особей и делил эти группы на «хорошие виды», «сомнительные», «виды крупных родов» и т. д.

В XIX столетии для распознания видов были выдвинуты два критерия: морфологический — временная неизменность видов и физиологический — их нескрещиваемость. Специалисты, полагаясь на свой опыт, избирали наиболее многочисленную и относительно хорошо выраженную группу особей и принимали ее морфологические признаки за норму вида, а всё отклоняющееся от нее относили к разновидностям или другим низшим систематическим подразделениям.

Т. Д. Лысенко считает, что в практике виды хорошо и легко различаются и только наука до сих пор не нашла для них точного разграничивающего определения. Но он забывает, что в практике часто употребляются и родовые и видовые названия без различия их категорий. Т. Д. Лысенко (1951), а также Н. И. Нуждин (1953) и Ф. А. Дворянкин (1953) называют теорию Дарвина плоским эволюционизмом, потому что Дарвин не видел качественных различий между видами и разновидностями, не видел зарождения нового внутри старого, а резкие различия между видами приписывал влиянию внутривидовой конкуренции, а не качественным скачкам.

Если принять концепцию Дарвина, что между видом и разновидностями нет качественных граней, тогда вид — это не реально существующее, а миф. Дарвин прав в том, что разновидность появляется в результате воздействия изменяющейся внешней среды, но это только форма существования вида, а не ступенька превращения разновидности в особый вид. Богатство разновидностей обеспечивает процветание вида, сам же вид образуется скачкообразно,— пишет Т. Д. Лысенко.

Положение Т. Д. Лысенко о том, что виды возникают скачками и что разновидности не есть ступеньки к образованию видов, вызвало возражения со стороны многих ученых (Турбин, 1953; Сукачев, 1953; Иванов, 1952, и др.).

Многие из вступивших в дискуссию авторов часто базисом для своих возражений избирали цитаты из Маркса, Энгельса, Ленина и Сталина, но при этом, как правило, они, к сожалению, не давали конкретного преломления диалектических законов, открытых классиками марксизма, в специальной области знаний — в биологии, в проблеме видообразования. Каждому понятно, что догматически этот спор решить нельзя, тем более, что иногда одни и те же цитаты использовались для доказательств противных точек зрения. При этом фактический доказательный материал привлекался мало, особенно в области зоологии. Вследствие этого возникшая дискуссия слабо продвигается к завершению и все больше обрастает второстепенными вопросами.

Я опущу рассмотрение различных точек зрения — они опубликованы в научной литературе, а перейду к изложению небольшого материала, полученного нами на моллюсках, и затрону только те вопросы, которые этот материал в какой-либо степени освещает.

## СОБСТВЕННЫЕ НАБЛЮДЕНИЯ

Рассмотрим на примере широко распространенного вида Dreissena polymorpha (Pallas) некоторые способы образования разновидностей, а на примере рода Dreissena — образование видов.

Dreissena polymorpha (дрейссена разнообразная) — двустворчатый прикрепляющийся моллюск солоноватоводного происхождения. В настоящее время он обитает в пресных и солоноватых водах. Особенно велика его численность в мелководных слабо осолоненных (до 10‰) районах морей с древним солевым составом (Каспийское и Аральское). В огромных количествах эта форма обитает в реках, озерах, водохранилищах, каналах и гидросооружениях Европы, являясь для последних вредным организмом. В моря с океаническим составом солей (Азовское, Черное, Балтийское и др.) дрейссена проникает слабо, ограничиваясь опресненными участками (0—3—5‰) заливов (Рижский, Таганрогский и др.) и дельтами рек (Дон, Днестр и др.). В сибирских водоемах ее совсем нет, вероятнее всего, из-за длительных зим и глубокого промерзания воды (Жадин, 1946).

Обычно дрейссена прикрепляется к подводным частям растений, камням, раковинам моллюсков и другим твердым предметам. Она образует поселения типа колоний — «друзы», в которых особи расположены вплотную друг к другу. Совместное действие сифонов многих индивидуумов увеличивает приток и удаление воды. Усиленный же водообмен в местах поселения дрейссен необходим как для дыхания особей, так и для их питания.

Потребность в кислороде у дрейссен мала — половозрелые особи около 0,8 г весом, в возрасте 5—6 лет потребляют при температуре 17° около 0,022 см³ кислорода в 1 час на 1 г живого веса. Друза, состоящая из сотен экземпляров, единовременно нуждается в значительном количестве кислорода, так как в течение 3—4 час. может потребить весь кислород, растворенный в 1 л воды. Поэтому дрейссены располагаются в поверхностных слоях воды или на мелких проточных местах. Дрейссена из дельты р. Волги (Dr. polymorpha var. fluviatilis) способна просуществовать в бескислородной среде при температуре 18° около 4—5 суток.

Питается дрейссена фитопланктоном, мелкими частицами детрита и т. д. Запасы такого корма в водоеме часто бывают большими и, повидимому, не ограничивают численности вида. К тому же потребность в корме у дрейссены очень мала — годовой рацион равен весу моллюска. Ввиду малой подвижности дрейссен, их тяжелой раковины (60% от

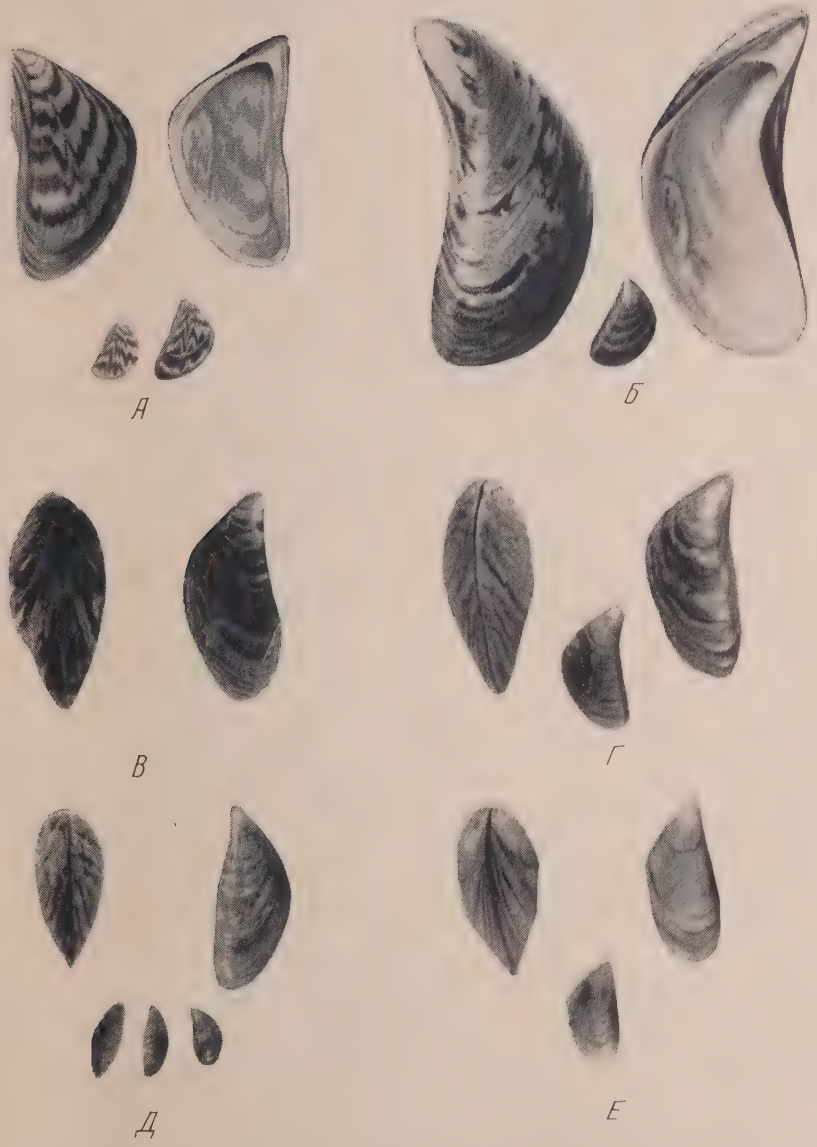


Рис. 1. Виды и разновидности дрейссен (увеличено в два раза)

*А* — Dreissena polymorpha var. «typica», *Б* — Dr. polymorpha var. fluviatilis, *В* — Dr. polymorpha var. tschapurica, *Г* — Dr. polymorpha var. marina, *Д* — Dr. andrusovi, *Е* — Dr. caspia (из Арала)

веса животного) и слабого прироста (5—6-летние особи прибавляют в длину за год всего 1—2 мм) большая часть пищевого материала идет на построение половых продуктов.

Размножается дрейссена во многих водоемах в течение всего теплого времени года. Созревание яиц и икрометание порционное; поэтому только подсчетом яиц, обнаруженных в гонаде, определить ее плодовитость невозможно. Весной, перед размножением, в гонадах особей длиной в 25—27 мм обнаружено от 30 до 40 тыс. зрелых яиц. В отличие от многих морских и солоноватоводных моллюсков, дрейссена выбрасывает яйца в воду без вторичных оболочек. Оплодотворение наружное, личинка плавающая. Метаморфоз длится 2—3 недели; парусник, достигнув размеров в 200 μ, оседает, превратившись в сформированного моллюска. Через 3—4 месяца у молоди 4 мм длиной уже имеются зрелые сперматозоиды и крупные яйцеклетки.

Такова в общих чертах биология дрейссен, главным образом Dr. polymorpha var. fluviatilis. Однако из-за широкого распространения этого вида отдельные группы его особей приживаются в различных условиях среды, образуя разновидности со своеобразными морфо физиологическими чертами.

Установить в настоящее время, какая из групп является типичной формой, очень трудно. Н. И. Андрусов (1897, стр. 345—346) с большими оговорками принял за тип Dr. polymorpha var. fluviatilis средней величины из р. Волги. И все же выбранный Н. И. Андрусовым тип не совпадает с экземпляром, изображенным Локаром.

Для наших исследований был взят массовый материал из точно определенных мест с известным нам режимом. Отдельные пробы дрейссен мы никогда не смешивали. Морфологические показатели, вычисленные с применением вариационной статистики, отличаются от показателей, полученных Н. И. Андрусовым на единичных экземплярах.

Ниже рассмотрим отношение четырех экологических групп дрейссен к изменению течения, солевых и газовых условий и проследим появление у них своеобразных черт, вызванных этими факторами. Группы эти следующие: 1) Dr. polymorpha var. «typica» из р. Чапаевки, 2) Dr. polymorpha var. fluviatilis из дельты Волги, 3) Dr. polymorpha var. tschaprica из слабоосолоненной (0—2‰) западной части Северного Каспия, 4) Dr. polymorpha var. marina из центральной части Северного Каспия (соленость 3—6‰) (рис. 1).

## 1. Характеристика Dreissena polymorpha (Pallas) var. «typica» Karpevitsch

Мы условно приняли дрейссен из р. Чапаевки за типичных пресноводных представителей вида и назвали их «typica» (рис. 1, *А*).

Моллюски всех возрастов обладают мидиевидной раковиной, но часто отношение ее высоты к длине составляет около 60%, и с возрастом оно меняется слабо (табл. 1). Биссус и биссальная щель развиты средне. Яркий рисунок то зигзагообразных, то концентрических полос, так же как и конхиолиновый слой, сохраняется на раковинах даже у старых особей (16—17 мм длиной). Это свидетельствует о слабом действии тока воды и малом количестве взвешенных в ней твердых частиц. Створки особей 14—15 мм длиной содержат около 57% зольных элементов (табл. 2).

Эта форма является типичным представителем пресноводной группы дрейссен, так как в течение очень многих поколений она не встречалась с соленой, морской водой. Несмотря на то, что эта дрейссена размножается, питается, растет и отмирает в пресной воде, она сохранила способность переносить пересадку из пресной в каспийскую воду соленостью до 5‰ (резкая смена солености) и выживать в ней (рис. 2). Однако солевой

Таблица 1

**Изменение отношения высоты ($h$) и ширины ($c$) раковины дрейссен к ее длине ($l$) (в процентах)**

| Длина раковины в мм | Dr. polymorpha | | | | | | | Dr. andrusovi | | | | Dr. caspia | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | var. «typica» | var. fluviatilis | | var. tschapurica | | var. marina | | из потока Урала | | из Забурунья | | из Арала | |
| | — | $n^* = 427$ | | $n = 70$ | | $n = 30$ | | $n = 277$ | | $n = 912$ | | $n = 185$ | |
| | $\frac{h}{l}$ | $\frac{h}{l}$ | $\frac{c}{l}$ | $\frac{h}{l}$ | $\frac{c}{l}$ | $\frac{h}{l}$ | $\frac{c}{l}$ | $\frac{h}{l}$ | $\frac{c}{l}$ | $\frac{h}{l}$ | $\frac{c}{l}$ | $\frac{h}{l}$ | $\frac{c}{l}$ |
| 5—7 | 60 | 60 | — | 46—51 | 37 | — | — | 44 | 35 | 38 | 45 | 38 | 52 |
| 7—10 | 60 | 57 | 51 | 51 | 44 | 48 | 46 | 43 | 37 | 40 | 44 | 38 | 47 |
| 10—12 | — | — | — | 49 | 49 | 44 | 43 | 42 | 41 | 40 | 43 | 39 | 47 |
| 12—15 | 57 | 55 | 54 | 46 | 53 | 43 | 45 | 38 | 45 | 39 | 42 | — | 45 |
| 15—20 | 51 | 51 | 53 | | | | | | | | | | |
| 23—25 | 55 | 47 | 53 | | | | | | | | | | |
| 25—32 | — | 43 | 53 | | | | | | | | | | |

$n^*$ — число измеренных особей.

Таблица 2

**Характеристика раковины разновидностей Dreissena polymorpha и Dr. andrusovi из различных условий обитания**

| Виды и разновидности | Район обитания | Длина раковины в мм | Отношение в % | | Зольность в % | Возраст в годах |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | $\frac{h}{l}$ | $\frac{c}{l}$ | | |
| Dr. polymorpha var. «typica» | р. Чапаевка | 14—15 | 57 | 54 | 57 | — |
| Dr. polymorpha var. fluviatilis | Дельта Волги | 12—13 | 55 | 54 | 50 | 4 |
| Dr. polymorpha var. fluviatilis | » » | 27—29 | 43 | 53 | 65 | 14—15 |
| Dr. polymorpha var. tschapurica | Северный Каспий, Чапурья Коса | 15—16 | 46 | 53 | 87 | 6 |
| Dr. polymorpha var. marina | Северный Каспий, ракушечная банка | 12—13 | 44 | 43 | 47 | — |
| Dr. andrusovi | Поток Урала | 12—13 | 42 | 41 | 62 | 6 |
| Dr. andrusovi | Восточная часть Северного Каспия | 12—13 | 40 | 43 | 45 | 6—7 |
| Dr. caspia | Уральская бороздина | 12—15 | — | — | 27 | — |
| Dr. caspia | Арал | 11—13 | 39 | 45 | 46 | 4 |

скачок, равный 6—7‰, для нее уже невозможен, и при переносе дрейссены из пресной воды в воду соленостью 6‰ она плотно закрывает раковину, изолируясь от неблагоприятной солевой среды, а через 1—2 суток погибает.

Тип осморегуляции у нее, как и у волжских дрейссен (рис. 3), пресноводный, т. е. в первые часы после значительного повышения солености среды животное теряет полостную, а затем и тканевую воду. Об этом свидетельствует резкое падение веса подопытных экземпляров и повышение концентрации их полостной жидкости. Чрезмерная и быстрая потеря воды затрудняет процесс дыхания, а изоляция дрейссен от внешней среды и совсем его прекращает.

Если эту же дрейссену постепенно приучать к каспийской воде путем повышения солености в аквариуме на 2‰ через 2 суток, то она хорошо выживает в диапазоне от 0 до 10‰. Некоторые же особи в течение 12—15 суток сохраняют жизнеспособность и в воде соленостью 15—17‰.

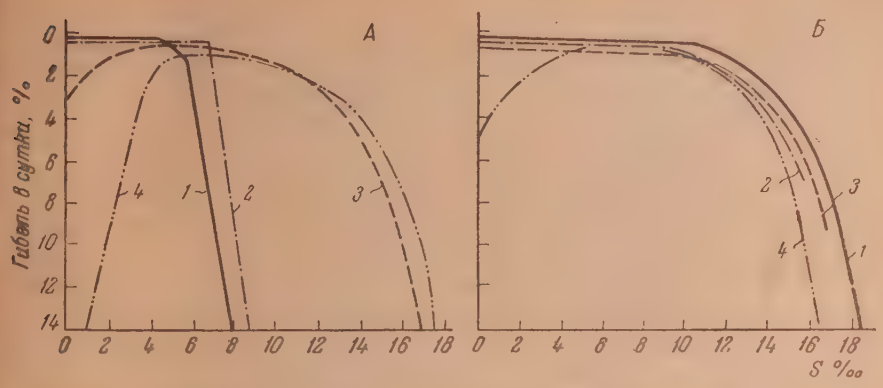


Рис. 2. Выживание дрейссен в каспийских водах разной солености

*А* — при резкой смене солевого режима, *Б* — при постепенной смене солевого режима; *1* — Dreissena polymorpha var. fluviatilis и Dr. polymorpha var. «typica» из рр. Волги и Чапаевки, *2* — Dr. polymorpha var. tschapurica из-под Чапурьей косы, *3* — Dr. andrusovi из района Забурунья, *4* — Dr. caspia из района Гурьевской бороздины

Однако оптимум физиологических процессов, например, наибольшее потребление кислорода наблюдается у дрейссены, как и у типично пресноводных моллюсков (беззубка и волжская разновидность), при солености 0—2‰ (рис. 3).

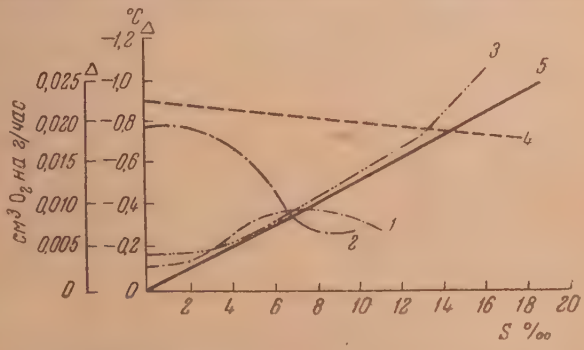


Рис. 3. Связь осморегуляции и дыхания у Dreissena polymorpha var. fluviatilis при резкой и постепенной смене солевого режима

Изменение концентрации полостной жидкости (*1*) (Δ) и потребления $O_2$ (2) при резкой смене солености; изменение концентрации полостной жидкости (*3*) (Δ) и потребления $O_2$ (*4*) при постепенной смене солености; *5* — понижение точки замерзания каспийских вод разной солености (Δ)

При медленном повышении солевой концентрации в воде аквариума осмотическое выравнивание внутренней среды происходит не только за счет потери воды животным, но и за счет последующего поступления внутрь и удерживания там двухвалентных ионов. Механизм передвижения ионов солей в этом случае еще не вполне выяснен[4]. Однако нами замечено, что при медленном изменении солености в сосуде у животных не наблюдается резкого падения веса даже в том случае, если они переводились в гипертоническую среду (6—10‰), которая ранее, при резкой смене солености, была для них летальной.

Типичные представители пресноводной фауны, например двустворча-

[4] Возможно, после потери животным воды в его полостной жидкости задерживаются те соли, которые были предназначены для построения раковины, что способствует возврату воды внутрь тела извне и последующему новому привлечению солей.

тые моллюски — беззубка и перловица, при резком и постепенном изменении солености не переносили каспийской воды соленостью свыше 2—3‰.

## 2. Характеристика Dreissena polymorpha (Pallas) var. fluviatilis (Locard)

Эта дрейссена обитает в относительно быстром и мутном потоке рукавов дельты Волги. Необходимость прикрепиться к субстрату и удерживаться на нем в этих условиях вызывает у двустворок развитие мощного биссуса и передвижение хорошо сформированной биссальной щели к середине раковины животного.

Раковина сеголетков, как и у типичной дрейссены, правильной формы, но с возрастом она приобретает своеобразные черты. Отношение высоты к длине уменьшается, раковина становится плоской, низкой и как бы обхватывающей субстрат. Все это помогает моллюску более плотно прижиматься к месту прикрепления и смягчать действие текущей воды (рис. 1 и табл. 1). Наши данные по морфологии этих дрейссен почти полностью совпадают с данными Н. Н. Спасского (1948) и очень близки к показателям, приведенным Н. И. Андрусовым (1897). Н. Н. Спасский обследовал дрейссен из р. Царева, которая фактически является рукавом р. Волги.

Постепенно под действием тока воды конхиолиновый слой, а вместе с ним и годовые кольца стираются. Поэтому определить возраст у дрейссен старше 10 лет прямым подсчетом годовых колец часто невозможно. По этой же причине рисунок на раковине нарушается или совсем исчезает.

Благодаря тому, что особи этой разновидности крепко удерживаются на субстрате и обладают быстро растущей раковиной, интенсивное использование их рыбами прекращается через 1—2 года после их оседания [5]. В связи с этим многие особи живут очень долго — до 18—19 лет — и достигают наиболее крупного из всех обследованных нами групп размера — до 30—32 мм.

Створки особей 12—13 мм длиной содержат около 50% зольных элементов, но с возрастом зольность повышается и достигает у самых крупных моллюсков 65% (табл. 2). Это указывает на то, что характер осморегуляции у волжской дрейссены типично пресноводный; она удерживает двухвалентные ионы внешней среды и откладывает их в раковине.

Отношение к солености этой формы, частично описанное при характеристике типичной чапаевской дрейссены, выяснено нами очень детально (рис. 2 и 3). Каспийская вода соленостью до 2‰ является оптимальной для протекания физиологических процессов (потребление кислорода) этой дрейссены, а до 5‰ — оптимальной и для ее выживания. При физиологической адаптации особей к изменению солености среды (постепенное повышение солености) их солевой диапазон расширяется: соленость от 0 до 10‰ становится благоприятной, а от 12 до 17‰ — сублетальной.

В некоторых участках низовьев дельты Волги в конце зимы, перед таянием льда, бывает дефицит кислорода. В связи с этим у волжской дрейссены выработалась способность надолго плотно запирать раковину и изолироваться от неблагоприятных газовых условий. В пресной бескислородной воде, при температуре 18° крупные особи могут просуществовать около 5 суток. При понижении температуры длительность выживания увеличивается.

Таким образом, форма раковины у волжской дрейссены зависит от воздействия течений, взвешенных в воде частиц и газовых условий, а протекание основных физиологических процессов (дыхание, осморегуляция) типично для пресноводных дрейссен.

---

[5] Вобла охотно поедает дрейссен не крупнее 10 мм.

## 3. Характеристика Dreissena polymorpha (Pallas) var. tschapurica Karpevitsch

Эта форма[6] обитает в слабосоленой воде (0—2‰) Северного Каспия. Она обнаружена в районе Чапурьей Косы в потоке волжских вод, смешивающихся с морской водой. Чапурика может размножаться в районе своего обитания, но численность ее может увеличиваться и за счет личинок волжской дрейссены.

Молодь этой разновидности обладает довольно правильной раковиной, но с возрастом происходит резкое утолщение ее створок. На них появляются грубые концентрические наслоения, и раковина моллюска приобретает своеобразный вид (рис. 1, *Б*). Отношение высоты к длине раковины в течение первых 5 лет жизни уменьшается с 51 до 46%, а отношение ширины раковины к длине за этот же период увеличивается более значительно: у особей длиной в 5—7 мм оно близко к 37%, а у особей в 12—15 мм — к 49—50%.

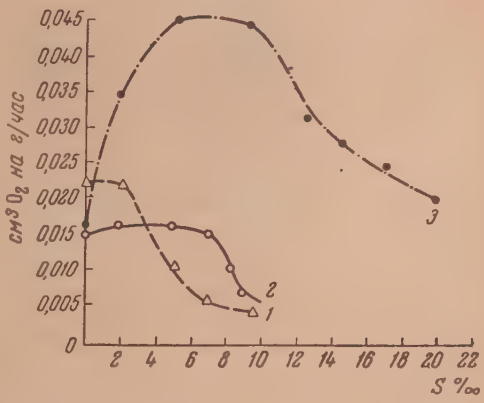


Рис. 4. Потребление кислорода дрейссенами при резком изменении солености каспийской воды (при 17—19°)

*1* — Dreissena polymorpha var. fluviatilis и Dr polymorpha var. «typica» 5—6 лет, *2* — Dr. polymorpha var. tschapurica 4—6 лет, *3* — Dr. andrusovi 3—5 лет

Постоянно обитая в слабосоленой воде, эта дрейссена стала более эвригалинной, чем две предыдущие разновидности. Она легко переносит резкое изменение солености в пределах от 0 до 7‰ и только при 9—10‰ закрывает раковину (рис. 2 и 4). В этой среде у нее заметно падает вес, концентрация полостной жидкости увеличивается, отчего процесс дыхания нарушается, и животное сперва закрывает раковину, а затем и погибает.

При постепенной смене солености в среде обитания (рис. 2 и 4) чапурика хорошо переносит соленость до 10—12‰ (благоприятная зона) и некоторое время выживает в воде соленостью до 17‰ (летальная зона). Оптимальная солевая зона у нее более широкая, чем у пресноводных форм,— 0—5‰.

Однако тип осморегуляции у этой формы попрежнему остается пресноводным. Чапурика, как и ранее описанные разновидности, удерживает проникающие извне соли и накапливает их в раковине. Но так как эта форма обитает в среде с повышенным содержанием двухвалентных солей, то количественная сторона протекания солевого обмена у нее иная, чем, например, у волжской дрейссены. Чапурика обычно получает избыточное количество солей, годных для построения раковины, и ассимилирует их, отчего ее створки становятся грубыми и толстостенными, а зольность раковины у особей 15—16 мм длиной достигает иногда 80—87% (табл. 2).

## 4. Характеристика Dreissena polymorpha (Pallas) var. marina Pallas

Эта форма обитает в открытых районах Северного Каспия, где вода обычно имеет соленость от 3 до 6‰.

---

[6] Н. Н. Спасский (1948) описывает эту форму как var. marina.

Она обладает раковиной правильной митилевидной формы, но более узкой и тонкостенной, чем у «типичных» дрейссен. На ее створках иногда заметен рисунок, расположенный в виде концентрических полос, но интенсивность окраски меньшая, чем у «типичной» формы (рис. 1, *Г*); часто морская дрейссена имеет однообразную темную окраску. Морфологическая характеристика нашего материала не вполне совпадает с показателями 4 экз., измеренных Н. И. Андрусовым (1897, стр. 353), но по внешнему облику наши особи ближе всего к описанию Dr. polymorpha var. marina Н. И. Андрусова.

Прикрепляется морская дрейссена к субстрату слабее, чем волжская, так как живет на глубине 2—4 м и не испытывает действия односторонне направленного течения значительной силы.

Вследствие своей морфологии и замедленного темпа роста, она в течение более длительного периода (3—4 года), чем волжская разновидность, интенсивно используется рыбами, а потому особей размером свыше 20 мм встречается мало (табл. 1).

Солевой режим районов обитания морской дрейссены довольно изменчив: поздней весной она попадает в поток паводочных вод Волги, но большую часть года живет в смешанной (морская — пресная) солоноватой воде, в которой временами заметную роль играют одновалентные ионы солей (Na, Cl, K). Эти ионы быстрее проходят через оболочки тела в любом направлении и тем самым задерживают проникновение двухвалентных ионов. Повидимому, в связи с этим необходимые для построения раковины соли ($CaCO_3$, $CaSO_4$ и др.) накапливаются в полостной жидкости и направляются на построение раковины в значительно меньшем количестве, чем, например, у волжской дрейссены. Поэтому раковина у морской дрейссены менее толстостенная, чем у последней, и содержит иногда всего около 47% зольных элементов [7]. И все же полной перестройки осморегуляторного процесса у этой разновидности, повидимому, не происходит, так как она довольно легко переносит пресную воду и извлекает из нее соли для осморегуляции и построения раковины.

Солевой оптимум протекания физиологических процессов морской дрейссены обнаружен в водах наиболее для нее привычных — 2—6‰; благоприятная и летальная для нее солености такие же, как и для других форм (0—10, 10—17‰).

Как мы увидим ниже, эта форма может считаться переходной от вида Dr. polymorpha к виду Dr. andrusovi.

Таким образом, у четырех рассмотренных разновидностей вида Dr. polymorpha мы обнаруживаем фактически одинаковую солеустойчивость: все они способны жить в большем солевом диапазоне, чем тот, в котором они обнаружены, для всех солевой диапазон от 10—12 до 17‰ является сублетальным. И только солевой оптимум протекания их физиологических процессов различен (рис. 4); он зависит от амплитуды колебания солености в среде обитания каждой разновидности [8].

Обнаруженные нами свойства указывают на близкое родство изученных групп дрейссен и являются их видовой чертой. У отдельных разновидностей в обычной для каждой из них среде видовые свойства не используются в полной мере и находятся в скрытом, потенциальном состоянии. Но при изменении среды они могут проявиться, и, если изменения, скажем, солености, останутся в пределах благоприятного для вида диапазона, то, как правило, будут образовываться новые разновидности. Если же изменения в концентрации солей окажутся у предела благоприят-

---

[7] Для анализа взяты особи из района с соленостью 5—6‰.

[8] Величины диапазонов благоприятного, сублетального и оптимального зависят не только от свойств вида, но и от внешних причин (соотношения солей в воде, температуры, газовых условий, врагов и т. д.), а потому всегда несколько меняются; но мы опускаем эти детали, чтобы не загромождать текст.

ных значений для данного вида, то особи или погибнут, или изменят качество своего обмена (см. ниже).

Легче всего видовые свойства разновидностей выявляются в экспериментальных условиях при изучении обмена, выносливости особей и т. д. и значительно труднее — при изучении их поведения в природе или при изучении только их морфологии. Поэтому объективного и в то же время конкретного содержания в формулировках понятия разновидности и вида не будет дано до тех пор, пока в основу систематики не будут положены всесторонние показатели свойств вида: наследственные (происхождение — генетика), физиолого-экологические (обмен, взаимосвязи организма и среды) и морфо-физиологические (связь функции и формы).

Как мы только что видели, морфологические различия разновидностей дрейссен часто не связаны с изменениями качества обмена, и многие из них возникают именно потому, что тип обмена сохраняется прежний, хотя каждая экологическая группа ассимилирует своеобразные условия среды. При любых колебаниях факторов среды, происходящих в пределах благоприятного для вида диапазона, наблюдаются главным образом количественные сдвиги в протекании процессов обмена: повышение температуры вызывает усиленное потребление кислорода, сила течения в конечном итоге приводит к усиленному выделению биссуса, увеличение жесткости воды приводит к усиленному отложению солей и огрубению раковины и т. д. Постоянное и длительное воздействие того или иного фактора или их комбинации в благоприятном для вида интервале приводит к более или менее однообразной изменчивости многих особей — к образованию разновидности.

Что же такое разновидность в свете полученных данных? Это группа особей с одинаковым наследственным основанием, у которой под влиянием специфики среды данного биотопа (участка) изменилась в основном количественная сторона протекания физиологических процессов. В соответствии с этим у них изменились морфо-физиологический облик, поведение и биотические отношения, но сохранились (иногда в скрытом состоянии) основные свойства и требования вида. Процесс возникновения разновидностей носит обратимый характер.

Такое толкование сущности разновидностей, повидимому, будет пригодным для растений и многих низкоорганизованных холоднокровных животных, так как эти группы организмов очень сильно зависят от силы воздействия физико-химических факторов среды. Что касается теплокровных, то у них могут быть и специфические черты, характеризующие разновидности, поскольку они более независимы от непосредственного действия климатических факторов.

Выше мы показали, что особи каждой разновидности являются в то же время и носителями видовых свойств и что каждая разновидность может возникнуть только под влиянием определенных условий среды. При сохранении этих условий никакой другой изменчивости особи с определенным наследственным основанием дать не могут. Следовательно, разновидность, возникшая в данной среде, останется разновидностью и будет являться только формой существования вида до тех пор, пока будут иметь место те условия среды, которые вызвали ее появление.

Через отдельные экологические разновидности дрейссен, через их экологические группы, проявляются и раскрываются наиболее полно свойства вида Dr. polymorpha, его пластичность, его жизнестойкость, его процветание. Только через разновидности происходит наиболее полное освоение доступной виду среды, поддерживание численности вида, увеличение его ареала и т. д.

Число разновидностей вида Dr. polymorpha не ограничивается рассмотренными. Дрейссена обитает в разнообразных условиях и продолжает осваивать новые водоемы. Недавно она заселила оз. Балатон (Entz, 1936), проникла в канал им. Москвы, в новые водохранилища и т. д.

Но каким образом возник этот чрезвычайно пластичный вид? Dr. polymorpha появилась во втором понтическом ярусе, по мнению Н. И. Андрусова (1897), отщепившись от солоноватоводной формы Dr. angusta (Rouss). Последняя не встречалась в пресной воде, и мы высказываем предположение, что вскрытое нами у современных дрейссен свойство переносить каспийскую воду соленостью до 17‰ (7,1‰ Cl) было передано им солоноватоводным предком Dr. angusta или другой исходной формой. Предполагают, что многие виды дрейссен возникли во втором понтическом ярусе, но уже в третьем они не встречались. Возможно, что они были менее пластичны, чем исходная форма и при изменении водоема погибли, а возможно, что это были массовые разновидности, а не виды. Из возникших тогда форм выжила только одна Dr. polymorpha и, мы полагаем, только потому, что у нее появились принципиально новые свойства, позволившие ей освоить пресные воды.

При становлении вида Dr. polymorpha новые черты в ее физиологии возникли на базе организации солоноватоводной формы, но при этом солевой диапазон, свойственный материнскому виду, оказался раздвинутым.

Образовавшийся вид получил приспособления, позволившие ему выйти за пределы солевого ареала материнского вида. Черты же прежней организации, прежние адаптации, обеспечившие обитание исходной формы только в солоноватой воде, не мешали развитию нового вида и остались в его свойствах. Они сохранились у современных дрейссен в виде потенциальных возможностей и были обнаружены нами при физиологическом приучении животных к каспийским и аральским водам повышенной солености. Например, как мы видели выше, если группу дрейссен постепенно переводить из пресной воды в воду соленостью 14—17‰, то при наличии других благоприятных условий особи некоторое время могут жить и в ней, так как физиологические процессы (дыхание, осморегуляция и т. д.) протекают еще на относительно высоком уровне.

К прогрессивным чертам, которые позволили дрейссене завоевать новое жизненное пространство, новую среду и проникнуть в пресные воды, мы относим следующие: 1) физиологическую пластичность исходного вида, которая способствовала образованию разновидностей или даже видов, по определению палеонтологов (Андрусов, 1897); 2) новый тип осморегуляции, близкий к пресноводному (в воде с низким содержанием солей внутреннее осмотическое давление животных поддерживается водным обменом и тяжелыми двухвалентными ионами), который возник при ассимиляции опресненных условий среды; при пресноводном типе осморегуляции обеспечивалось нормальное протекание процессов дыхания, а следовательно, и процессов усвоения пищи, построения тканей, созревания половых продуктов и т. д.; 3) отсутствие вторичной оболочки у яйца дрейссен или освобождение от нее уже выметанного яйца, что облегчило проникновение внутрь его ионов солей из внешней среды, а наличие последних обеспечивало нормальное развитие зародыша в пресной воде; 4) низкий уровень энергетического обмена, малый темп роста, неприхотливость дрейссен к пище при огромных запасах последней, что позволило направлять использованный пищевой материал на построение половых продуктов и тем самым способствовать увеличению плодовитости особей вида.

Колоссальная плодовитость дрейссен только в какой-то части являлась вновь приобретенной чертой; во всяком случае благодаря ей и раннему созреванию особей поколения дрейссен были обильны, поэтому даже при массовой их гибели численность половозрелых особей оставалась значительной и постоянно пополнялась. Это обстоятельство позволило новому виду закрепиться в своеобразных условиях рек даже при наличии врагов.

Так, по нашему мнению, возник вид Dr. polymorpha, способный оби-

тать в пресной и солоноватой воде. Этот случай видообразования хорошо иллюстрирует положение С. Г. Крыжановского (1953): «Видообразование в каждом отдельном случае есть средство освоения новой среды (в нашем понимании условий существования), качественно отличной от среды старого вида, а видообразование в целом есть средство освоения жизнью всех источников жизни, что для одного вида невозможно» (стр. 1087). Но дальше С. Г. Крыжановский указывает: «Осваивая новую среду, делая ее своей, возникающий новый вид в то же время неизбежно отчуждает себя от среды порождающего старого вида, делается неприспособленным к ней, неспособным жить в ней». С этим положением С. Г. Крыжановского мы согласиться не можем, так как, повидимому, это происходит не всегда и относится не ко всем условиям обитания. Как мы видели, дрейссена, приобретая возможность освоить пресные воды, сохранила способность обитать и в солоноватых. При этом она дает как в тех, так и в других массовое развитие, образует разновидности и даже виды. Одним из последних новообразований Dr. polymorpha, повидимому, является вид Dr. andrusovi (Brus.).

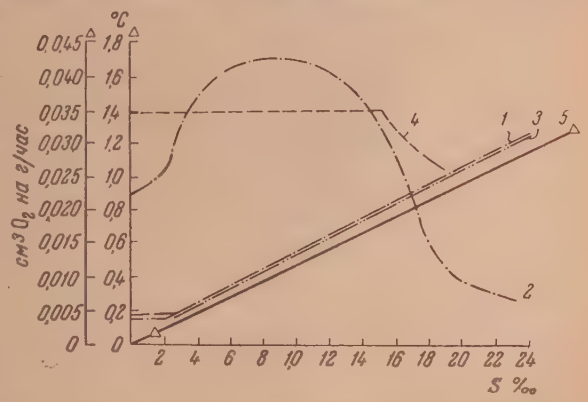


Рис. 5. Связь осморегуляции и дыхания у Dr. andrusovi при резкой и постепенной смене солевого режима

Изменение концентрации полостной жидкости (*1*) (Δ) и потребления $O_2$ (*2*) при резкой смене солености; изменение концентрации полостной жидкости (*3*) (Δ) и потребления $O_2$ (*4*) при постепенной смене солености; *5* — понижение точки замерзания каспийских вод разной солености (Δ)

Dr. andrusovi (Brus.) появилась сравнительно недавно, так как палеонтологи не находят ее даже в послехвалынских отложениях. Она была выделена в особый вид в конце прошлого века проф. Брусиной (Андрусов, 1897). В настоящее время дрейссена Андрусова живет в восточной половине Северного Каспия при солености 4—10‰ и в других водоемах не встречается.

Особи всех возрастных групп этой дрейссены обладают узкой, продолговатой, часто тонкостенной раковиной серого цвета без какого-либо рисунка. Отношение высоты к длине у особей в 5—7 мм колеблется около 44% и с возрастом меняется слабо, уменьшаясь до 38% у особей в 12—13 мм. У моллюсков, попадающих в поток уральских вод, постепенно происходит небольшое огрубение раковины, и тогда отношение выпуклости к длине увеличивается с 35 до 45% (табл. 1). Биссальная щель мало заметна и передвинута к вершине раковины; биссус слабый.

Описанная структура раковины вызвана особенностью среды обитания: дрейссена Андрусова живет в открытых частях восточной половины Северного Каспия, где подвергается действию разносторонне направленных течений (главным образом ветровых), прикрепляясь к раковинам других моллюсков (дидакны, монодакны, сердцевидки и т. д.) или более крупной дрейссены («матки»). Восточная дрейссена, более эвригалинная, чем пресноводные формы, легко переносит пересадку из естественной для нее воды соленостью 6—8‰ и в пресную воду, и в воду соленостью 12‰ (рис. 4 и 5) [9]. Дрейссены образуют колонии до 200—300 экз. В них моллюски сидят верхушками вниз, так плотно прижавшись друг к другу, что напоминают друзу кристаллов. Вылущить отдельную особь

[9] Особи, осевшие на «матку», часто не являются ее потомством.

из жизнеспособной друзы довольно трудно, но в то же время особи в ней не мешают, а может быть, и помогают друг другу дышать и питаться. Колония дрейссен легко противостоит действию волн и врагов, но отдельные особи беспомощны и быстро погибают.

Эта дрейссена мелкая, с замедленным темпом роста (рис. 1, *Д*). В 1941 г. редкие экземпляры пробы достигали 16 мм, бо́льшая же ее часть (90%) состояла из особей длиной до 10—12 мм в возрасте до 4—5 лет. Недолговечность дрейссены Андрусова и слабый темп ее роста можно объяснить относительно высоким энергетическим обменом и длительным периодом использования ее хищниками. В течение первых 3—4 лет своей жизни она является доступным кормом для массовой в Северном Каспии рыбы — воблы и сильно выедается последней.

При изменении солености внешней среды наблюдаются параллельные изменения в концентрации полостной жидкости и весе у восточной формы. Она легче переносит резкие колебания солености, и ее вес быстрее возвращается к норме, чем у пресноводных форм. Поэтому она и сохраняет жизнеспособность в большем солевом диапазоне, чем последняя. И все же в пресной воде дрейссена Андрусова неустойчива, и при ухудшении других условий среды ее друзы распадаются, и моллюски погибают. Солевой оптимум для этой дрейссены — 5—9‰, благоприятный — 3—12‰ и сублетальный, как и у других дрейссен,— до 17‰. Однако и в сублетальных условиях она более устойчива, чем пресноводные формы (рис. 2, 4 и 5).

Во все времена года в районе обитания дрейссены Андрусова обычно держится удовлетворительный для ее дыхания газовый режим, и поэтому у нее слабо развита выносливость к дефициту кислорода. В неблагоприятной газовой среде она не способна закрыть раковину и погибает при температуре 18—19° через 1,5 суток.

Осморегуляторный процесс дрейссены Андрусова базируется на активности одновалентных ионов. В каспийской воде соленостью выше 4—5‰ начинают играть заметную роль одновалентные ионы, которые в первые часы после изменения солености среды очень легко проникают через оболочки двустворок и выравнивают осмотическое давление внешней и внутренней среды. Благодаря этому нет быстрой потери воды организмом или ее бурного поступления внутрь, а следовательно, нет резкого нарушения физиологических процессов (в первую очередь,— газообмена). Это обстоятельство помогает дрейссене переносить значительные колебания солености и существовать даже у порога своих физиологических возможностей.

При постоянном обитании дрейссены Андрусова в воде соленостью 5—10‰ значение двухвалентных ионов в ее солевом обмене заметно уменьшается, так как проникновение этих ионов в полостную жидкость моллюсков тормозится активностью одновалентных ионов; вследствие этого на построение раковины направляется ограниченное количество кальциевых солей, и содержание зольных элементов в створках иногда падает до 27—30% (табл. 2). В таких условиях раковина строится главным образом из органического материала, что также может задерживать темп рост животного.

Исходным видом, давшим Dr. andrusovi, является, безусловно, Dr. polymorpha. На это указывают некоторые морфологические черты и особенно значительная терпимость вновь возникшего вида, т. е. Dr. andrusovi, к пресной воде. В Каспийском море ни один вид дрейссен (ни Dr. caspia, ни Dr. rostriformes), кроме Dr. polymorpha, пресной воды не переносит. Dr. andrusovi в природе также не живет в пресной воде, но в потенции она сохранила способность переносить ее длительное время. Эту способность она могла получить только от Dr. polymorpha.

Кроме того, новый вид освоил воду, по солености — близкую к критической для Dr. polymorpha. Но происшедшие при этом изменения в соле-

вом обмене особей затронули специфику исходного вида и привели к изменению физиологии, состава и морфологии раковин, а также биологии исходного вида. Этот случай мы можем рассматривать как качественный скачок в обмене веществ, приведший к образованию нового вида Dr. andrusovi (Brus.).

Однако наш материал не позволяет еще четко ответить на вопрос — был ли скачок подготовлен постепенными количественными изменениями в осморегуляторном процессе, которые проявились в той или иной степени у разновидностей дрейссен (морская форма), или же качественный скачок произошел непосредственно у особей Dr. polymorpha, попавших в своеобразные условия восточной половины Северного Каспия.

Мы считаем, что изменение типа солевого обмена у дрейссен было подготовлено путем физиологической адаптации особей к пороговым солевым условиям. Если взять дрейссен из пресной воды (Dr. polymorpha var. fluviatilis) и сразу пересадить их в каспийскую воду соленостью 10‰, то, как мы видели выше, они погибнут. Но если этих же особей содержать в воде с постепенно повышающейся соленостью, то в течение нескольких дней можно приучить их жить в воде почти сублетальной солености [10].

При этом для образования вида Dr. andrusovi не имеет значения, появились ли морфологические признаки у особей под действием промежуточных по содержанию солей вод, т. е. успели ли образоваться разновидности. Ведь появление морфологических особенностей, характеризующих разновидности, часто происходит в онтогенезе, и они проявляются наиболее четко у взрослых особей. У многих других животных, обладающих более пластичными покровами и формой тела, при количественных изменениях в протекании физиологических процессов морфология могла бы и не претерпеть изменения. Таким образом, прежде всего важна физиологическая подготовка организма к качественному скачку в обмене веществ.

Чтобы Dr. polymorpha var. fluviatilis могла попасть в условия Восточного Каспия и там образовать новый вид (Dr. andrusovi), она должна была преодолеть огромные пространства, заполненные водами разной солености. В каждой более или менее устойчивой, но своеобразной по солевому составу среде оставались группы дрейссен, которые образовывали разновидности. Из них наиболее физиологически подготовленной для скачка была морская разновидность (Dr. polymorpha var. marina). Она и по структуре своей раковины может рассматриваться как переходная между речной дрейссеной и дрейссеной восточной (Dr. andrusovi). Раковина морской формы крупнее раковины дрейссены Андрусова и мельче, чем у речной; рисунка на раковине иногда не бывает, как у дрейссены Андрусова. Однако показатель отношения высоты ее тела к длине ближе к показателю пресноводной дрейссены. По внешнему виду морской вариетет всегда причисляется к Dr. polymorpha, а не к Dr. andrusovi. Последнюю же форму легче принять за Dr. caspia (рис. 1, *E* и табл. 1), чем за Dr. polymorpha. Морская разновидность, как и другие, существует только потому, что она осталась в промежуточной по солевому составу среде

Конечно, особи морского вариетета, попав в условия восточного района Северного Каспия, легче могли бы изменить тип осморегуляции, чем, например, дрейссена из р. Чапаевки (типичная пресноводная).

Однако формирование дрейссены Андрусова могло произойти и без образования «промежуточных» форм (разновидностей), так как в этом

---

[10] Необходимо указать, что физиологическая адаптация к изменяющемуся фактору среды протекает только в благоприятном или возможном для вида диапазоне. Когда же изменение среды выходит за пределы указанного диапазона, физиологическая адаптация способствует продлению жизни особи в мало благоприятных для нее условиях, но обеспечить существование вида не может.

случае особи дрейссены использовали только свойство (переносить солоноватые воды), переданное современным дрейссенам их предками. На это указывает и следующее обстоятельство — приобретя новую основу для солевого обмена, Dr. andrusovi не расширила сколько-нибудь существенно свою солевую пластичность по сравнению с Dr. polymorpha, а скорее сузила ее. Она не освоила принципиально новой среды, а только стала выдерживать каспийские воды соленостью свыше 10‰ более легко, чем типично пресноводная форма; но зато она почти потеряла способность обитать в пресной воде.

В потенции все рассмотренные нами разновидности дрейссен способны образовать дрейссену Андрусова. Но каждая из них прошла бы свой путь при физиологической подготовке к скачку, и каждой из них потребовался бы свой темп для накопления количественных изменений. Если исходить из того, что вид характеризуется приобретением качественно новых черт обмена, то форму Dr. andrusovi должно принять за новый вид. Эту мысль высказывает и В. И. Жадин.

Какие же изменения в среде должны произойти, чтобы возможен был качественный скачок в обмене старого вида, который привел бы к образованию нового вида, способного завоевать и новую среду?

При формировании Dr. polymorpha, освоившей новую среду — пресную воду — и нашедшей в ней благоприятные условия для своего существования, один из факторов среды — соленость — должен был достичь таких показателей, при которых появилась бы возможность особям дрейссен использовать для обмена новые или ранее соподчиненные элементы, в данном случае — двухвалентные ионы.

Если бы солоноватоводная Dr. angusta (предок Dr. polymorpha) сразу попала в пресную воду, она, безусловно, погибла бы в ней. Но в каспийской воде соленостью около 2‰, в которой Dr. angusta могла еще существовать, обмен у нее должен был перестроиться на пресноводный лад. Этому способствовали и морфо-физиологические способности вида, и ионный состав солей среды. В каспийской воде соленостью около 2‰ превалируют двухвалентные ионы — Ca, Mg, $CO_3$, $SO_4$, которые (в этой среде) и явились базой для осморегуляторного процесса дрейссен и из внешних стали необходимыми для их жизни.

Таким образом, видообразование в этом случае стало возможным при следующих обстоятельствах: 1) относительно большая группа особей оказалась в сублетальных условиях, и здесь она смогла использовать новые элементы среды, включив их в круг своей жизнедеятельности, благодаря чему изменился тип ее обмена; 2) амплитуда колебаний ведущего фактора среды (солености) была незначительной, а действие новых элементов среды (двухвалентных ионов) было длительным и однородным; колебание других факторов среды находилось в пределах благоприятных показателей для данного вида и способствовало выживанию его особей на всех стадиях их развития; 3) особи, попавшие в сублетальные условия вынуждены были остаться в них и не имели возможности их покинуть.

В последние годы мы наблюдали следующий интересный факт: после засушливых лет Азовское море осолонилось, и многие преснолюбивые виды беспозвоночных и рыб покинули неблагоприятные для них по солевому режиму районы и передвинулись в опресненные зоны. Несмотря на стеснение в кормах и долголетнюю привычку кормиться в открытом море, крупный лещ, например, не уходит из опресненного Таганрогского залива. Повидимому, пока в Азовском море будут участки, благоприятные для обитания преснолюбивых видов, особи последних не станут задерживаться в сублетальных условиях, и поэтому нельзя ждать видообразования (хотя изменение формы и возможно).

Создается впечатление, что многие виды рыб легче переносят недостаток в кормах, чем мало благоприятные физико-химические условия среды. При ограниченности кормовой базы у рыб снижаются упитанность

и темп роста, повидимому, изменяются сроки созревания, но сохраняются все видовые реакции на воздействие среды. Это происходит потому, что при физико-химических переменах в среде обитания вид должен изменить тип обмена веществ и свои требования к среде, а такого рода перестройка у особи вида не происходит без принуждения извне

Повидимому, положение И. В. Мичурина о том, что изменение видовых свойств происходит только при насильственном воздействии среды, справедливо не только для растений, но и для животных. Без насильственного воздействия одни виды не порождают других. Консерватизм наследственности не позволяет легко уничтожить или подавить возникшие свойства. В борьбе старого и нового ведущую роль играют условия существования, способствующие зарождению и победе нового.

Основным законом развития природы является изменчивость как основной и абсолютный атрибут живой и мертвой материи, а постоянство, консерватизм,— это свойство временное, преходящее. Однако организмы, возникшие в определенных условиях среды, требуют для своего существования именно таких же условий, т. е. консерватизм на какой-то период из соподчиненной стороны противоречия «изменчивость — постоянство» становится главной, ведущей стороной. Поэтому особи, возникшие при определенных условиях, обладают способностью избирать только эти условия и еще некоторые, при которых формировались их предки и требования к которым передавались по наследству потомкам.

Изменение условий среды в благоприятных для свойств вида пределах вызывает только количественные изменения в протекании физиологических процессов и приводит к возникновению разновидностей. При сохранении условий среды, в которой возникла та или иная разновидность, она не может перейти в новый вид, а всегда останется разновидностью. Но при соответствующем изменении среды каждая разновидность может дать качественно новую форму, т. е. вид. Следовательно, разновидности происходят от вида, но при изменении условий обитания они (разновидности) могут дать и новый вид.

Изменчивость разновидностей,— фигурально выражаясь, «свободная изменчивость», поддерживающая жизненность вида и повышающая его жизнестойкость, а изменчивость видовая — «насильственная», приводящая к коренной перестройке старого и порождению качественно нового.

Изменчивость разновидностей, с этой точки зрения, консервативна, так как, охраняя уже возникший старый вид, она задерживает процесс эволюции органического мира. Изменчивость видообразования — революционна, так как, уничтожая и перестраивая старое, она ведет к совершенствованию органических форм. Здесь вскрывается диалектическая закономерность развития органического мира — борьба противоположностей, созидание и уничтожение. Абсолютный атрибут материи — изменчивость — приводит к прогрессивной эволюции только через уничтожение ею же созданной формы.

## РОЛЬ ФАКТОРОВ СРЕДЫ В ФОРМООБРАЗОВАНИИ

Новое качество обмена, которое привело к возникновению вида, является и новым звеном в прогрессивной эволюции и, тем самым, конечным звеном данной ветви эволюционного древа. Новый тип обмена является только началом приспособительной эволюции возникшего вида. Он позволяет преодолеть главное препятствие среды — неассимилируемость ее некоторых элементов.

Как мы видели, перестройка солевого обмена у дрейссены Андрусова привела к изменению дыхательных функций, к перестройке раковины моллюсков, к изменению темпа их роста и т. д. Все возникшие особенности в морфологическом облике дрейссен повлияли на их биотические отношения — изменилась длительность выедания их рыбами и т. д. Таким

образом, перестройка организма, вызванная новым обменом, происходит под постоянным и интимным влиянием условий среды, из которых одни факторы становятся благоприятными и ассимилируются особями, другие остаются нейтральными, а третьи затрудняют существование вида. Поэтому адаптация вида к новой среде не может идти мгновенно, а происходит постепенно. Длительность этого процесса зависит от глубины перемен в типе обмена и от степени отличий новых условий существования от старых. Повидимому, наиболее медленно идет приспособление вида к биологическому окружению.

Таким образом, намечается как бы три этапа в процессе видообразования: 1) накопление изменений количественного порядка в обмене веществ организмов в ряде поколений, 2) изменение типа обмена — скачок и 3) пришлифовка вида к новым условиям, а следовательно, и новые накопления количественных изменений.

Повидимому, на каждом из этих этапов ведущими являются различные факторы среды: в период подготовки и возникновения нового типа обмена главную роль играют так называемые абиотические факторы среды, биотические отступают на второй план. В последующий период ведущими могут быть и те и другие, но часто главными становятся биотические взаимоотношения, особенно для видов наиболее высоко организованных — позвоночных и теплокровных.

Механическое деление факторов среды на биотические и абиотические внесло путаницу в экологию животных, и поэтому в настоящее время осуждается всякая попытка расчленить роль факторов среды при изучении населения водоема. В то же время появилась существенная необходимость понять процесс формообразования со стороны самых интимных влияний среды на растения и различных по совершенству своей организации животных.

Классики марксизма указывают, что возникновение и существование органического мира было возможно только благодаря существованию неживой природы. В развитии мира ведущей стороной является мертвая природа, а соподчиненной — живая (диалектическое противоречие «мертвое — живое»). Но раз возникнув, живые организмы активно избирают только те условия мертвой природы, которые их породили, и из соподчиненной стороны противоречия живое становится ведущим. Здесь вскрывается закон борьбы противоположностей и переход одной стороны противоречия в другую.

На растительных организмах довольно легко доказать основное положение материалистической диалектики, что органический мир не может существовать без мертвой природы, так как все необходимое для жизнедеятельности многих растительных видов доставляет мертвая природа: питание — соли, углекислота; дыхание — кислород; средство оплодотворения — ветер; устойчивость — грунт и т. д.,— и, следовательно, растительные виды могут существовать без других организмов. Поэтому очень легко показать, что в видообразовании растений ведущую роль играет изменение абиотических условий, которые ранее являлись условиями существования для старого вида. Именно изменение абиотических условий вызывает возникновение качественно нового типа обмена. Но в природе нет изоляции одного вида от других, и при современном многообразии и высоте организации органического мира биотическая среда оказывает влияние во все периоды формирования животных и даже растительных видов. Но влияние живого становится ведущим только после скачка. В этот период биотическая среда выступает в роли шлифовщика видовых свойств.

Возможны ли эти допущения и для животного царства? Возможно ли расчленить роль биотических и абиотических факторов среды при видообразовании среди животных?

Известно, что для рыб некоторые растения и животные служат и кор-

мом, и субстратом для прикрепления икры, многие виды являются конкурентами, врагами, а иногда и защитой от врагов, а потому трудно определить их категорию.

При видообразовании, повидимому, следует различать не биотические и абиотические, а ассимилируемые и неассимилируемые условия среды. Под первой группой мы понимаем всё то, без чего невозможно протекание физиологических процессов в организме, например: содержание кислорода, колебания температуры, солености, состав пищи и т. д.,— в пределах тех показателей, которые удовлетворяют требованиям вида; под второй группой — всё то, что не может быть включено в физиологические процессы организма, что не может быть усвоено организмом данного вида, например: враги, конкуренты, паразиты, субстрат, объем водоема, течение и т. д.

Вероятно, значение этих групп при видообразовании различно, и мы предполагаем, что качественное изменение обмена у особей зависит главным образом от элементов первой группы. Только изменение в ассимилируемых факторах среды, в условиях существования (температура, соленость, газовый режим, пища в пределах, необходимых виду) может привести к качественному скачку в обмене веществ, а следовательно, и к видообразованию.

Мне бы хотелось обратить особое внимание на то обстоятельство, что до сих пор не вполне выяснено значение пищи в видообразовании различных звеньев эволюционной цепи. Очень вероятно, что изменение пищи у растений вызывает и качественные изменения в обмене. У животных только переход на качественно новое питание (в своей химической основе) может вызвать перемены в обмене. Повидимому, новая пища или новый способ ее добывания приводят к изменению формы особей, а не к видообразованию, но это предположение требует еще доказательства. Например, недостаток излюбленного корма у рыб или переход их на вынужденные корма не дают вспышки видообразования, а отражаются на общем габитусе особей и приводят к измельчанию, падению упитанности и т. д. Но в то же время неблагоприятные пищевые отношения, повидимому, могут заставить вид переменить условия жизни и тем самым явиться косвенной причиной формообразования. Однако образуется ли при этом вид или разновидность — неясно.

При возникновении качественно нового в обмене и морфо-физиологических особенностях особи, т. е. при рождении нового вида, многие черты и свойства старой организации сохраняются в том или ином виде, и новое рождается на базе старого.

Новой формой используются только те черты и свойства уходящей организации, которые обеспечивают ей сохранение и выживание. Остаются те черты, которые помогают новому войти в наследственный фонд, и уничтожаются те свойства, которые тормозят развитие нового. Остаются и далее развиваются черты, способствовавшие возникновению нового вида и морфо-физиологической перестройке старого. Поэтому трудно представить себе, чтобы все свойства и все процессы у возникшего вида были в совершенстве приспособлены, например, к неассимилируемым условиям.

В период скачка очерчивается только благоприятный для выживания особей нового вида диапазон ассимилируемых факторов среды. Но враги и конкуренты легко вытесняют новый вид из мало-мальски для него неблагоприятных физических условий, оттесняют его из сублетальных зон, лишают этот вид возможности широко распространиться; тем самым для вида сокращается возможность встретиться с критическими для него условиями среды. Следовательно, враги и конкуренты в некоторых случаях могут как бы тормозить процесс видообразования, косвенно способствовать закреплению наследственных свойств и ограничивать всестороннее их проявление.

Почти все обследованные нами моллюски Северного Каспия в условиях опыта выживали в большем солевом диапазоне, чем тот, в котором были обнаружены их устойчивые и высокие биомассы в морях и реках.

Все высказанное в последнем разделе является предположением и требует еще доказательств.

## ВЫВОДЫ

1. Вид Dr. polymorpha существует в форме многочисленных разновидностей — var. «typica», var. fluviatilis, var. tschapurica, var. marina и др.

2. Разновидность — это группа особей с одинаковым наследственным основанием, у которой при ассимиляции специфичной среды данного биотопа изменилась в основном количественная сторона протекания физиологических процессов.

3. Особи дрейссен в одно и то же время являются носителями свойств вида и разновидности. Под влиянием местных условий свойства вида проявляются часто не в полной мере, а потому черты разновидности бывают выражены более четко.

4. Разновидность вида, возникшая в данных условиях, останется разновидностью и будет являться формой существования вида до тех пор, пока будут существовать условия среды, вызвавшие ее появление. В таком случае разновидность не является ступенькой к образованию вида. При изменении условий жизни разновидность, как и любая другая группа особей вида, может исчезнуть или дать новую разновидность, а при особых условиях может дать и новый вид.

5. В период подготовки к скачку (при видообразовании) не обязательно возникновение разновидностей, но обязательна физиологическая адаптация особей к ассимиляции новых условий.

6. При возникновении нового вида по крайней мере один из ассимилируемых факторов среды должен достичь таких значений (часто пороговых для исходного вида), при которых стало бы возможным заменить его в обмене ранее соподчиненным элементом или совсем новым. Вид может возникнуть только тогда, когда вместо одной нарушающейся связи организма с условиями жизни сейчас же возникает другая; в противном случае неизбежна гибель особей.

7. Изменчивость, приводящая к образованию разновидности, повышает жизнестойкость вида и тем самым тормозит процесс эволюции. Изменчивость, приводящая к образованию вида, уничтожает и перестраивает старое и тем самым способствует развитию органического мира. Первая изменчивость возникает легко, а вторая — только в результате принуждения.

### Литература


Андрусов Н. И., 1897. Ископаемые и ныне живущие Dreissensidae Евразии, Тр. СПб. о-ва естествоиспыт. по отд. геол. и минерал., т. 25.

Васнецов В. В., 1950. О корреляциях и адаптации в онтогенезе, Зоол. журн., т. XXIX, вып. 3.— 1953. Целостность экологии вида у рыб (экологические корреляции). Очерки по общим вопросам ихтиологии, Изд-во АН СССР.— 1953а. О морфологии, Зоол. журн., т. XXXII, вып. 6.

Дарвин Ч., 1939. Происхождение видов путем естественного отбора, Соч., т. 3, Изд-во АН СССР, М.— Л.

Дворянкин Ф. А., 1953. Дарвинизм и учение о виде, Усп. совр. биол., т. XXXV, № 2.

Дубинин В. Б., 1953. Понятие о виде в зоологии, Зоол. журн., т. XXXII, вып. 6.

Жадин В. И., 1946. Странствующая ракушка дрейссена, Природа, № 5.— 1952. Моллюски пресных и солоноватых вод СССР, Изд-во АН СССР, М.— Л.

Иванов Н. Д., 1952. О новом учении Т. Д. Лысенко о виде, Ботан. журн., т. 37, № 6.

Комаров В. Л., 1945. Учение о виде у растений, Избр. соч., т. 1, Изд-во АН СССР, М.— Л.

Карпевич А. Ф., 1953. Состояние кормовой базы южных морей после зарегулирования стока их рек, Тр. Всесоюз. конф. по вопросам рыбн. хоз-ва 1951 г., Изд-во

АН СССР.— 1953а. Отношение двустворчатых моллюсков Северного Каспия и Арала к изменению солености среды (докт. дисс.).
Крыжановский С. Г., 1950. Теоретические основы эмбриологии, Усп. совр. биол., т. XXX, № 3.— 1953. О видообразовании, Зоол. журн., т. XXXII, вып. 6.
Ламарк Ж.-Б. П.-А., 1935. Философия зоологии, в кн. «Классики биологии и медицины», т. 1, М.— Л.
Лысенко Т. Д., 1949. О положении в биологической науке, Сельхозгиз.— 1951. Новое в науке о биологическом виде, Философские вопросы современной биологии, Изд-во АН СССР.
Мичурин И. В., 1948. Сочинения, т. III, IV, Сельхозгиз, М.
Никольский Г. В., 1949. О закономерностях внутривидовых пищевых отношений у пресноводных рыб, Бюлл. МОИП, отд. биол., т. 54, 1.— 1954. Частная ихтиология, Изд-во «Сов. наука», М.— 1953. О некоторых общих вопросах биологии, Бюлл. МОИП, отд. биол., т. LVIII (2).
Нуждин Н. И., 1953. Рецидив вейсманизма под флагом защиты дарвинизма, Журн. общ. биол., т. XIV, № 1.
Павлов А. П., 1953. О видообразовании путем перерождений, Ботан. журн., т. 38, № 3.
Семенов-Тян-Шанский А. П., 1910. Таксономические границы вида и его подразделений, Зап. Академии наук, т. XXV, 1.
Спасский Н. Н., 1948. Изменчивость Dreissena polymorpha Pall. в Северном Каспии и кормовое значение ее варнететов для воблы, Тр. Каспийск. бассейн. филиала ВНИРО, т. X.
Сукачев В. Н., 1953. О внутривидовых и межвидовых взаимоотношениях среди растений, Ботан. журн., т. 38, № 1.
Тимирязев К. А., 1937. Чарльз Дарвин и его учение, Сельхозгиз, М.
Турбин Н. В., 1953. О некоторых спорных вопросах теории видообразования, Вестн. ЛГУ, № 7.
Entz G., 1936. Über das Auftreten und die Verbreitung der Wandermuschel Dreissena polymorpha Pall. in Balaton, Mem. Mus. Hist. Belg.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIV 1955 ВЫП. 1

# О СОДЕРЖАНИИ, ТЕОРЕТИЧЕСКИХ ОСНОВАХ И ОСНОВНЫХ ЗАДАЧАХ ЭКОЛОГИИ ЖИВОТНЫХ[1]

Г. В. НИКОЛЬСКИЙ

Лаборатория ихтиологии МГУ им. М. В. Ломоносова

Развитие народного хозяйства нашей страны требует наиболее эффективного использования ее природных ресурсов, обеспечения расширенного воспроизводства популяций хозяйственно ценных животных и растений и улучшения их природных свойств, а также ограничения численности тех животных и растений, которые являются вредными (болезнетворные организмы, вредители сельского хозяйства, организмы, разрушающие сооружения и др.).

Для успешного решения этих задач первостепенной важности необходимы установление тех закономерностей, которым подчиняется образ жизни организмов, и разработка методов управления их образом жизни в нужных для человека направлениях.

От того, насколько успешно будут решаться поставленные перед нашей наукой задачи, во многом зависят реализация решений Партии и Правительства о расширении производства продовольственных товаров и дальнейшем развитии сельского хозяйства, а также успешная борьба с заболеваниями населения и их профилактика.

С моей точки зрения, из всех отраслей биологии, на которую в первую очередь падает решение указанных проблем, главное место должно принадлежать экологии (включая гидробиологию и другие ее разделы), одной из основных задач которой является установление закономерностей образа жизни животных и растений и разработка биологических оснований их хозяйственного использования.

Естественно, что, решая эти задачи, экология должна опираться на данные других биологических дисциплин — морфологии, физиологии, а также и других естественных наук — физики, химии, геологии, почвоведения, климатологии и т. д. Таким образом, экология, будучи биологической дисциплиной, для решения стоящих перед ней задач должна проводить комплексные исследования, привлекая данные других наук, изучающих и иные формы движения материи.

Для того чтобы экология наиболее успешно справилась с решением тех задач, которые перед ней поставлены, чтобы экологические исследования были наиболее целеустремленными, необходимо четко установить содержание экологии как биологической дисциплины, ее границы и место в системе биологических наук. Необходимо четко сформулировать те теоретические основы, на которых должны строиться экологические исследования, и наметить те ведущие задачи, которые стоят сейчас перед отечественной экологией. Существенным является также уточнение и упорядочение экологической терминологии, четкое определение основных понятий экологии.

Естественно, что решение указанных задач не под силу одному исследователю, и, конечно, я не мог взять это на себя в настоящей статье. Эти

[1] Доложено на Экологической конференции в Киеве 3 декабря 1954 г.

задачи может разрешить лишь коллектив ученых. Эти задачи требуют обсуждения, а возможно, по некоторым вопросам и постановки конкретных исследований.

В настоящей статье я позволил себе лишь высказать свою личную точку зрения на некоторые вопросы. Хочется надеяться, что эти соображения окажутся полезными при дальнейшей разработке экологических проблем.

## О содержании, границах и месте экологии в системе биологических дисциплин

Четкое определение содержания науки, ее границ и ее места в системе наук совершенно необходимо. Это связано как с обеспечением целеустремленности исследований, консолидации сил ученых, разработки единой методики, так и с успешным решением практических вопросов.

К сожалению, значение четких определений и понятий в науке часто недооценивается учеными, что приводит к путанице в определениях, к чисто эмпирическому решению вопросов и тормозит развитие науки. Даже среди советских ученых, к сожалению, до настоящего времени нет единого мнения относительно содержания экологии и ее границ, а отдельные отрасли экологии некоторыми учеными даже относятся в раздел географических наук. Если же учитывать и зарубежную литературу, то количество различных, часто взаимоисключающих определений возрастет во много раз. В нашу задачу, естественно, не входит рассмотрение всех определений экологии. Я позволю себе остановиться лишь на наиболее резко отличных.

Эрнст Геккель (Heckel, 1869), как известно, первым употребивший термин «экология», определил ее как науку, изучающую отношения животного с неорганической и органической средой. Такое определение экологии слишком общо. Надо помнить, что Геккель исходил из ошибочного представления о наличии у организмов двух групп свойств: приспособительных, т. е. находящихся во взаимосвязях со средой, и безразличных к среде, так называемых палингенезов.

Определение, данное Геккелем, исходя из его концепции, приводило к противопоставлению экологии — дисциплины, изучающей свойства организмов, связанные с средой, дисциплинам, изучающим инадаптивные структуры. В наше же время, когда мы признаем, что все строение, функции и образ жизни организма находятся во взаимосвязях с абиотической и биотической средой, определение экологии, данное Геккелем, может быть распространено на биологию в целом и должно быть конкретизировано.

Развитие ошибочного представления Геккеля о наличии у организмов приспособительных и неприспособительных свойств привело к определению экологии как науки об адаптациях (Парамонов, 1933). Однако признание всех свойств организмов приспособительными лишает специфики это определение экологии, делает экологию адэкватной биологии в целом.

Господствовавшие до августовской сессии ВАСХНИЛ в 1948 г. в нашей стране и за рубежом представления ортодоксального дарвинизма привели к определению экологии как науки, изучающей борьбу за существование у животных и растений (Северцов, 1937). Неправильные представления Ч. Дарвина о борьбе за существование и о ведущей роли внутривидовой борьбы в историческом развитии привели к разрыву экологии на аутоэкологию, изучающую образ жизни видов, и синэкологию, или биоценологию, изучающую сообщества, или биоценозы. При этом система взаимосвязей организма со средой искусственно разрывалась на две части, и внутривидовые отношения признавались постоянно ведущими.

Наконец, широко распространенным за рубежом является определение экологии как науки о биоценозах (Shelford, 1929; Clements a. Shelford, 1939, и др.). Это определение, исходящее из представления о биоценозе как «организме высшего порядка», неоднократно критически рассматривалось советскими исследователями.

В настоящее время большинство наших экологов (Кашкаров, 1934, 1945; Новиков, 1953, и др.) определяют, следуя Геккелю, экологию как науку, изучающую взаимоотношения организмов и среды. Однако, как мы говорили, такое определение слишком общо,— оно, если исходить из представления о единстве организма и среды, может быть отнесено к биологии в целом. Поэтому у некоторых ученых после августовской сессии ВАСХНИЛ появилась тенденция отрицать вообще реальность существования экологии как самостоятельной ветви биологии. Мне эта точка зрения представляется ошибочной. Я считаю, что надо не ликвидировать экологию, а уточнить ее определение и границы.

Исходя из анализа истории развития экологии и ее современных задач, я полагаю, что экология должна быть определена как биологическая дисциплина, изучающая образ жизни видов животных и растений на основе представления о единстве организмов и среды [2]. При таком определении экология занимает совершенно четкое место в системе дисциплин, объединяемых единой наукой — биологией [3], наукой о живых организмах. Единая наука биология распадается на ряд дисциплин, из которых морфология изучает строение организмов, физиология — функции их органов и целого организма, экология — их образ жизни.

Под образом жизни вида я понимаю характер динамики его стада, характер пищевых взаимоотношений, размножения, распределения, миграций, суточного и сезонного ритма жизни, характер взаимоотношений с хищниками и паразитами, характер и приспособительное значение внутривидовых (стаи, косяки, колонии) и межвидовых группировок и ряд других вопросов. Ясно, что образ жизни неразрывно связан со строением, отправлениями и реакциями организма и его нельзя рассматривать оторванно от них.

Естественно, что экология опирается на данные морфологии и физиологии, так же как и морфологические и физиологические исследования, если их теоретической основой является материалистическое представление о единстве организмов и среды, не могут осуществляться без теснейшей связи с экологией, не могут не исходить из знания образа жизни исследуемых животных и растений. Отмечу попутно, что выделение в качестве самостоятельных разделов морфологии и физиологии — экологической морфологии и экологической физиологии и противопоставление их другим разделам морфологии и физиологии мне кажется глубоко ошибочным, приводящим к старым представлениям Геккеля о наличии в организме структур и функций — остатков прошлого, не имеющих значения для его жизни.

В экологии, в свою очередь, обособился ряд самостоятельных разделов; таковы геоботаника, гидробиология и некоторые другие. Выделение этих разделов экологии обычно связано с необходимостью обслуживания той или иной отрасли хозяйства.

---

[2] Такое определение не является новым — оно предлагалось многими исследователями. Можно упомянуть хотя бы Г. П. Дементьева, который дает близкое определение экологии в своей рецензии на книгу Н. А. Бобринского («Зоологический журнал», т. XXXI, вып. 6, 1952).

[3] Иногда под термином «биология» понимают образ жизни животного, например: «биология белки», «биология клещей» и т. п. Во избежание путаницы, как правильно отметил Д. Н. Кашкаров (1945), от употребления термина «биология» в узком смысле лучше отказаться. Лишенным смысла мне представляется и выражение «био-экология», нередко употребляемое учеными, главным образом зарубежными.

## О теоретических основах экологии

Одной из существеннейших причин прогрессивного развития нашей экологии по материалистическому пути является ее теснейшая связь с практикой, с нашим хозяйством. Этому способствовало также то, что в нашей стране у истоков экологии стояли такие крупнейшие биологи-материалисты, как К. Ф. Рулье, Н. А. Северцов и другие, которые направили нашу науку на служение хозяйству.

Уже в 1850 г. К. Ф. Рулье писал: «Представить себе животное ...взятым отдельно от внешнего мира — есть величайший, даже невозможный парадокс. Вот почему в основание делений орудий и отправлений животного мы положили факт общения его с внешним миром... по той же причине та же идея ляжет в основание обзора всех явлений полных животных, их образа жизни и нравов» (Рулье, 1954, стр. 80). И далее: «Внешние деятели, или приражения [4], подчиняют себе орудия так, как они от природы рождаются к ним приспособленными» (стр. 133).

Таким образом, задолго до Э. Геккеля, К. Ф. Рулье совершенно правильно сформулировал основные теоретические положения экологии, именно: представления о единстве организма и среды и об адаптивности структур и функций организма. Эти положения К. Ф. Рулье были подробно развиты им в его публичных лекциях на тему «Жизнь животных по отношению к внешним условиям» (1852).

Большое значение для развития экологии имело материалистическое развитие нашей физиологии. И. М. Сеченов в 1861 г. писал: «Организм без внешней среды, поддерживающей его существование, невозможен, поэтому в научное определение организма должна входить и среда, влияющая на него» (Сеченов, 1861).

Надо сказать, что эти материалистические взгляды основоположников нашей экологии были характерными и для большинства их современников и последователей. Н. А. Северцов, А. П. Богданов, Н. М. Кулагин, Б. М. Житков, преодолевая механистические представления об одностороннем действии среды на организм, все ближе и ближе подходили к диалектико-материалистическому пониманию взаимодействия организма и среды. Не случайно именно наши экологи вели борьбу с идеалистическими представлениями формальной генетики, подвергли критике и показали несостоятельность концепции А. Вейсмана о зародышевом пути. Полезно напомнить, что еще в 1922 г. Б. М. Житков писал: «Мы можем отказаться от представления о двух различных по существу плазмах — зародышевой и соматической и обойтись без гипотезы о непрерывности зародышевой плазмы» (Житков, 1922, стр. 47).

Если отечественная экология в основном развивалась по правильному пути, то этого отнюдь нельзя сказать о зарубежной экологии. Зарубежная экология с момента своего возникновения в значительной части оказалась в плену идеалистических и механистических построений. Начиная с Геккеля, который разорвал свойства организма на адаптации и палингенезы и увел морфологию от анализа приспособительных свойств организмов, зарубежные экологи часто создавали ошибочные теории. Из таковых в первую очередь, пожалуй, следует указать на представление о биоценозе как организме высшего порядка, лежащее в основе биоценологического направления в зарубежной экологии.

В то время как отечественная экология с первых этапов ее развития упорно преодолевала механистические представления, развитие зарубежной экологии шло в основном по механистическому пути — в частности, господствующее значение имели представления Ж. Леба о таксисах, вынужденных движениях и т. п. Эти представления получили наиболее широкое развитие в американской экологии.

---

[4] Термин «приражения» К. Ф. Рулье (1954, стр. 623) часто употреблял для обозначения отдельных элементов среды.

С развитием механистического направления связано проникшее и в нашу экологию представление о биотическом потенциале, правильно подвергнутое критике на Второй Киевской экологической конференции (Резолюции Второй экологической конференции, 1950, стр. 6). Указывая на ошибочные направления в зарубежной экологии, я отнюдь не хочу сказать, что в зарубежной экологии не было прогрессивных течений. Это, конечно, не так. Развитие зарубежной экологии связано с появлением ряда прогрессивных работ и с серьезными достижениями в области методики исследований. Я остановился на ошибочных построениях в зарубежной экологии, чтобы проанализировать, какие из них сказались на развитии нашей экологии.

Отрицательное влияние ошибочных построений зарубежных экологов выразилось, с моей точки зрения, в основном в трех направлениях, именно:

1. В признании наличия у видов животных и растений двух групп признаков: палингенезов, не имеющих приспособительного значения, и ценогенезов, или приспособлений. Признавалось, что часть видовых свойств находится в приспособительных взаимосвязях с средой, а другая часть безразлична к среде. Эти представления получили наиболее широкое развитие у наших морфологов и систематиков (ведь многие еще недавно считали, что систематическое значение могут иметь только инадаптивные структуры). Сказались эти ошибочные построения и на развитии нашей экологии, вычеркнув из сферы ее интересов как «науки об адаптациях» те свойства и проявления организмов, которые казались не имеющими приспособительного значения.

2. В рассмотрении биоценоза как «организма высшего порядка», как замкнутой системы. Это представление имело хождение главным образом у наших гидробиологов. Ошибочность указанных построений неоднократно подвергалась обсуждению в нашей печати, поэтому я позволю себе на этом вопросе не останавливаться, хотя надо иметь в виду, что в той или иной форме подобные «рецидивы» вполне возможны и в наше время.

3. В механистическом рассмотрении взаимоотношений организмов и среды как одностороннего, случайного действия факторов среды на организм животного и растения. Организм представляется лишь как пассивный объект воздействия среды, его активная роль во взаимодействии со средой отрицается. Это направление игнорирует свойства организма, считая его чем-то вроде глины, из которой случайная комбинация факторов среды лепит и изменяет и снова лепит инадаптивные структуры. Ответ организма на действия среды рассматривается как неприспособительный, случайный ответ. Это положение, в частности, подменяет тропизмами Ж. Леба нервизм И. П. Павлова. Эта концепция связана с подменой биологических закономерностей статистическими. Одна из теоретических основ этого направления — представление Дарвина о ведущей роли в историческом развитии случайных, индивидуальных, направленных в разные стороны и обычно независимых от среды изменений. Это построение через указанные представления Дарвина связывается и с построениями формальных генетиков. Подобные установки в экологии приводят к таким ошибочным представлениям, как фатальная цикличность в динамике численности, биотический потенциал, сопротивление среды и многие другие. Это направление является для развития нашей экологии наиболее опасным, так как оно еще далеко не изжито, и нужна повседневная, кропотливая работа для его полного преодоления.

Теоретической основой советской экологии, как и биологии в целом, является представление о диалектическом единстве организма и среды. Главные положения марксистской трактовки единства противоположностей применительно и к биологии даны В. И. Лениным в его произведении «К вопросу о диалектике» (1947). Детально это основное положение диалектического материализма разобрано Мао Цзэ-дуном в его произведении «Относительно противоречия» (1953).

В нашей зоологической литературе, как мне кажется, правильная трактовка единства организма и среды дана в статьях С. Г. Крыжановского (1950, 1953), Н. Н. Дислера (1950) и некоторых других. Мною этот вопрос рассмотрен в ряде статей (Никольский, 1953, 1953 а, б, в и др.).

То, что представление о диалектическом единстве организмов и среды является теоретической основой отечественной экологии, совершенно правильно подчеркнуто и в резолюциях Второй экологической конференции, где записано: «Теоретической основой мичуринской экологии является представление о неразрывной связи — единстве организма и среды» (Резолюции Второй экологической конференции, 1951, стр. 5). Сейчас, вероятно, все экологи нашей страны исходят из этого основного положения мичуринской биологии. Однако в трактовке его у многих наших ученых, как я полагаю, имеются серьезные ошибки.

Само собою понятно, что единство организма и среды мы должны рассматривать как диалектическое, противоречивое единство, как единство противоположностей. Поскольку противоположности перестают существовать безотносительно друг друга, то и организм при прекращении взаимодействия со средой перестает быть организмом, а становится трупом, а те или иные элементы объективного внешнего мира становятся средой только по отношению к определенным организмам. Один и тот же элемент внешнего мира является разной средой для разных организмов.

Эта, единственно правильная, трактовка среды приводит нас к представлению о видовой специфичности среды.

Почва — это разная среда для крота, земляного червя, ковыля и сайгака. Для одного — она убежище, для другого — убежище и пища, для третьего — пища и место прикрепления, для четвертого — опора. Для живущего же в водоемах пелагического ракообразного почва вообще может не быть его средой, ибо рак не находится с почвой в прямых приспособительных взаимосвязях.

Таким образом, диалектико-материалистическое понимание единства организмов и среды приводит нас к представлению об относительности среды, о специфичности среды для организмов. Конечно, среда каждого организма (вида) имеет и общие черты со средой других организмов (видов), но это общее не существует отдельно от специфичного (Крыжановский, 1950, стр. 410 и др.; Никольский, 1953, стр. 52). Так, например, краб является разным элементом среды для разных организмов, для одних — он хищник, для других — пища, для третьих — субстрат для откладки икры и прикрепления, а для каких-либо пелагических хищных или растительноядных рыб краб вообще не является элементом их среды. Естественно, что краб как хищник, как пища или как субстрат, т. е. как элемент среды, существует только по отношению к определенным организмам и безотносительно к этим организмам перестает быть хищником, пищей, субстратом, т. е. перестает быть средой, но краб как организм от этого не исчезает.

Глубоко ошибочным является представление об адэкватности среды организмов внешнему миру, природе вообще. Это представление или приводит к построениям Маха и Авенариуса, признающим относительность внешнего мира (Ленин, 1952, стр. 102—109), или заставляет разрывать диалектическое единство организма и среды, приводит к механистическим представлениям об односторонности связей организма и среды и заставляет трактовать единство организма и среды не диалектико-материалистически, а метафизически, разрывая противоположности. Единство организма и среды определяется системой приспособительных взаимосвязей организма с его биотической и абиотической средой. Биотические связи слагаются как из связей с особями других видов, так и с особями того же вида. Биотические связи безотносительно абиотических не существуют, так же как и абиотические безотносительно биотических.

Нам могут возразить, что, признавая всеобщую связь и зависимость явлений природы, мы должны признать, что средой организма является весь мир, так как со всей природой организм находится в косвенных связях. Однако такое положение неверно. Конечно, организм находится в системе всеобщих взаимосвязей, но **средой организма являются только те природные тела и явления, с которыми организм находится в прямых приспособительных связях.** Например, моллюск не будет элементом среды амурского толстолобика, питающегося фитопланктоном и откладывающего пелагическую икру, хотя несомненно, что моллюски, потребляя кислород, в какой-то мере влияют на его количество в воде, изменяя тем самым условия дыхания толстолобика. Разлагаясь после смерти, моллюски обогащают органическими веществами воду, что может сказаться на развитии фитопланктона, служащего пищей толстолобику. Однако эти формы связей моллюсков и толстолобика будут опосредствованы в первом случае через кислородный режим, во втором случае через фитопланктон. Кислородный режим и фитопланктон, с которыми толстолобик находится в прямых приспособительных взаимосвязях, и будут элементами его среды, а моллюск не будет элементом среды толстолобика. Для горчака же, который приспособлен к откладыванию икры в мантийную полость моллюска, и для черного амура, который приспособлен к питанию моллюсками, последние являются необходимым элементом их среды.

Необходимо подчеркнуть взаимозависимость отдельных элементов — отдельных условий среды. Взаимосвязи организма с отдельными элементами среды не существуют изолированно, они находятся во взаимной связи и взаимно обусловлены. Потребление корма организмом связано и с плотностью корма, т. е. количеством кормовых организмов на единицу площади или объема, и с его доступностью, и с условиями дыхания, и с количеством кормящихся особей, и с состоянием самого кормящегося организма, и с рядом других моментов. Таким образом, система взаимосвязей организма и среды есть не система изолированных связей с отдельными элементами среды, а единая система, где все отношения взаимосвязаны и взаимообусловлены. Поэтому, я полагаю, формулировка, принятая в резолюциях Второй экологической конференции, где говорится о единстве организма и среды, более точна, чем формулировка, говорящая о единстве организмов и условий жизни (Лысенко, 1948). Не случайно, что первая формулировка родилась у экологов, занимающихся главным образом изучением диких животных и растений, а вторая у агробиологов, занятых исследованием сельскохозяйственных животных и растений. Покойный В. В. Васнецов в ряде своих выступлений, по-моему, совершенно правильно указывал, что причина появления у агробиологов формулировки «единство организмов и условий жизни» связана с тем, что для сельскохозяйственных животных и растений обычно ведущим элементом среды является человек. Абстрагирование влияния человека и создает часто впечатление как бы изолированного взаимодействия организма с отдельными элементами среды.

Мне представляется, что и методологически неправильно рассматривать условие как одну из противоположностей, образующих противоречивое единство. Каждая противоположность есть условие развития другой противоположности, но условие не может быть одной из противоположностей.

Принимая взаимную связь отдельных отношений организмов и среды, мы, естественно, не снимаем этим представления о ведущих отношениях. Мао Цзэ-дун (1953, т. 2, стр. 441) совершенно правильно подчеркивает, что «в каждом сложном процессе развития явлений существует целый ряд противоречий, в числе которых всегда имеется главное противоречие; его существование и развитие определяют существование и развитие остальных противоречий и воздействуют на них».

Ведущее отношение не остается постоянным, оно меняется в процессе развития. Так, если для молоди рыб, как это показал С. Г. Крыжановский (1949), ведущие отношения часто идут по линии взаимосвязей хищника и жертвы, для взрослой рыбы, вышедшей из-под воздействия хищников, эти взаимосвязи часто перестают быть ведущими, уступая место другим, в частности — взаимосвязям с кормовой базой. Однако надо особо подчеркнуть, что ведущие отношения не существуют изолированно от всей системы связей, определяющих единство организма и среды, они реальны только во взаимной связи со всеми остальными отношениями (Никольский, 1953, стр. 55).

Важнейшим положением диалектико-материалистической трактовки единства организма и среды является положение о том, что все связи организма со средой носят приспособительный характер.

Это положение противоположно механистическому представлению об односторонности связей организма со средой. Если в зарубежной экологии, начиная с ее основоположника Э. Геккеля, господствующим является представление о наличии у видов двух групп признаков и свойств — приспособительных и безразличных к среде, то в нашей экологии мнение о наличии инадаптаций уже сейчас вряд ли кем разделяется. Наиболее глубокая и исчерпывающая критика представления об инадаптациях дана нашими морфологами-ихтиологами С. Г. Крыжановским (1939, 1950 и др.) и В. В. Васнецовым (1946, 1953 и др.). Следует отметить, что и среди зарубежных ученых за последнее время раздается все больше и больше голосов за признание адаптивности исторического развития, приспособительного значения всех признаков и свойств видов, невозможности инадаптивности эволюции. Я лишен возможности дать здесь обзор даже главнейших высказываний, отмечу лишь немногие. Так, например, английский биолог А. И. Кайн (Cain, 1951) в 1951 г. писал в «Nature», что все так называемые инадаптивные признаки есть просто признаки неисследованные. Ошибочность представления об инадаптациях и приспособительный ход исторического развития совершенно четко подчеркнул в своем вступительном слове на тему «Адаптация и эволюция» на годичном собрании Национального института Индии в 1952 г. крупнейший индийский зоолог С. Л. Гора (Hora, 1952, стр. 161 и др.). Об адаптивности исторического развития совершенно определенно высказывается и американский ихтиолог К. Л. Хеббс (Hubbs, 1943). Число подобных примеров можно было бы значительно умножить.

Однако если адаптивность всех видовых свойств и невозможность инадаптивной эволюции сейчас признаются, насколько мне известно, всеми отечественными экологами, то в трактовке понятия «приспособление» у многих из нас еще нет достаточной ясности.

Как я уже говорил, наиболее подробно понятие адаптации в нашей литературе разобрано В. В. Васнецовым (1946, 1947, 1953 и др.) и С. Г. Крыжановским (1939, 1950, 1953 и др.). Я полностью разделяю их точку зрения в этом отношении и позволю себе здесь ее подробно не излагать, а лишь кратко сформулировать свои взгляды по этому вопросу.

1. Все признаки и свойства видов имеют приспособительное значение. Все так называемые рудименты сохраняются лишь в том случае, если они сохраняют приспособительное значение.

2. Всякое приспособление конкретно, нет вообще более или менее приспособленных видов. Каждый вид приспособлен на всех стадиях развития к своей специфической среде, в единстве с которой он реален.

3. Всякое приспособление есть в то же время и ограничение, есть и неприспособление[5], т. е. всякое приспособление относительно.

---

[5] Если побеление зайца-беляка зимой вырабатывается как приспособление к жизни на снегу, то в бесснежные годы оно оказывается вредным. Толстолобик и подуст во взрослом состоянии приспособлены к питанию растительностью, но это лишает их возможности питаться крупными животными организмами.

4. Приспособление — это видовое свойство, обеспечивающее сохранение и процветание вида в тех условиях, к которым вид приспособлен. Если гибель особей (например, самцов после оплодотворения самок или обоих полов после размножения) обеспечивает процветание вида, то она является также видовым приспособлением.

5. Тип динамики стада (продолжительность жизни, время полового созревания, скорость роста, плодовитость) есть, как и другие видовые свойства, приспособление к среде.

6. Чем стабильнее условия жизни вида, тем у́же его приспособления. Чем изменчивее условия, в которых сформировался и существует вид, тем шире его приспособления. Амплитуда изменчивости есть тоже видовое приспособление.

Таковы, как мне представляется, те основные теоретические положения, на основе которых экологи должны осуществлять свои конкретные исследования. Рассматривая теоретические основы экологии, я сознательно не коснулся рассмотрения понятия «биоценоз». Я нахожу, что единственная возможная трактовка биоценоза — трактовка его как населения определенного местообитания (леса, озера, морской литорали, кишечника и др.). Однако в экологии, мне кажется, использование понятия «биоценоз» очень часто приводит к представлению об организме высшего порядка, о подвижно-равновесных системах, о климаксах. Эколог должен вести свои исследования, исходя из анализа взаимоотношений конкретных видов, вскрывая их биотические и абиотические связи. Не случайно наши экологи-паразитологи выдвинули понятие о ведущем члене биоценоза, т. е. при исследовании взаимоотношений организмов, населяющих то или иное местообитание, шли от анализа связей наиболее существенного по тем или иным причинам вида (Павловский, 1937, и др.). Несомненно, что в свете диалектико-материалистического представления о единстве организма и среды вопрос о биоценозе должен быть экологами пересмотрен. В рамках этой статьи я не счел возможным поставить этот вопрос на обсуждение.

## О методике экологических исследований

Как я уже говорил, основной ошибкой многих экологов было рассмотрение действия факторов среды на организмы как односторонних случайных влияний, а организмы при этом представлялись лишь как пассивные объекты внешних воздействий. Эта концепция влекла за собою и соответствующую методику исследований.

Поскольку биологические закономерности, основанные на приспособительных взаимосвязях организмов и среды, подменялись механистическими, основанными на случайных, односторонних связях, то естественно, что в экологии господствующим был статистический метод. В очень многих исследованиях биологические закономерности сводились к статистическим закономерностям. Отсюда родились такие ошибочные идеи, как примат «количественного метода», «математическая теория борьбы за существование», «математическая теория динамики численности».

Исходя из механистической концепции, исследователь и в эксперименте видит главным образом метод выяснения тропизмов или накопления статистического материала для обоснования «математической теории динамики численности». Задача же выявления биологических закономерностей, выяснения приспособительных свойств видов, в частности и путем эксперимента, перед экологами, придерживавшимися механистических взглядов, не вставала.

Отзвуки механистических построений в экологии имеют место и в работах многих отечественных экологов. От них не был избавлен и автор этих строк. Это выражается обычно в том, что диалектический метод познания — наблюдение, сравнение, проверка опытом — мы часто обры-

ваем на втором звене, ограничиваясь лишь сопоставлением хода двух явлений и вычислением корреляции между ними (например, высоты паводка и урожая молоди рыб или урожая семян и численности поедающих семена животных и т. п.).

При этом мы забываем, что сопоставление не есть еще доказательство (В. И. Ленин, 1947, стр. 134). Вскрытие причин, установление характера зависимостей возможны только при осуществлении и третьего звена исследований. Эксперимент, проверка в полупроизводственном масштабе должны стать завершающим звеном экологического исследования. При этом для нас, экологов, важнейшее значение приобретают эксперимент в поле и опыты в полупроизводственном масштабе. Одним из наиболее подходящих мест для проведения полевых экспериментов являются наши заповедники. Однако с сожалением приходится отметить, что состояние заповедного дела у нас нуждается в значительном улучшении. Плохо обстоит дело у нас, зоологов-экологов, и с проведением полупроизводственных опытов. У наших министерств, имеющих дело с воспроизводимым животным и растительным сырьем (Министерство лесной промышленности, Министерство рыбной промышленности, Министерство сельского хозяйства и др.), совершенно недостаточно экспериментальных баз и опытных хозяйств, где можно было бы ставить опыты в полупроизводственном масштабе.

Недооценка третьего звена исследования привела к ошибочному разделу экологии на «полевую» и «экспериментальную». Между тем само собой понятно, что всякое экологическое исследование должно сочетать в той или иной форме и полевые наблюдения, и эксперимент. Недооценка той или другой стороны исследования неминуемо приводит к его неполноценности.

Поскольку экологические исследования исходят из представления о единстве формы, функции и образа жизни животного, то естественно, что они должны развиваться в теснейшей взаимосвязи с морфологическими и физиологическими исследованиями. К сожалению, «зоологическая физиология» у нас развивается слабо, внимание большинства наших физиологов поглощено физиологией человека, а физиологические исследования зверя, птицы, рептилии, амфибии или рыбы, как правило, служат лишь трамплином для решения вопросов физиологии человека.

Недостаточность физиологических исследований диких животных, отрыв физиологов от природы, остро ощущается всеми зоологами и сильно тормозит развитие экологии и решение ряда важных практических вопросов. Разработка же вопросов физиологии экологами зачастую приводит к дилетантизму и поверхностному решению вопроса.

Что касается морфологии животных, то мне кажется, что она продолжает переживать серьезный кризис. Не исправила положения и имевшая место дискуссия о взглядах А. Н. Северцова. Обсуждение задач морфологии, ее теоретических основ и путей развития, а также значительное усиление морфологических исследований безусловно необходимы. Некоторые наши морфологи, мне думается, правильно наметили выход из создавшегося в морфологии тупика (Васнецов, 1953а), однако морфология животных в целом как количественно, так и качественно находится в неудовлетворительном состоянии, а это отражается и на глубине экологических исследований.

Экологическое исследование, которое должно предшествовать производственному освоению любой популяции животного и растения и проведению борьбы с вредителем или болезнетворным организмом, должно включать в себя и полевые наблюдения, и эксперимент (как в лаборатории, так и в поле), оно должно базироваться на знании строения и функции организмов. Экологическое исследование может включать количественные исследования, может пользоваться математическим методом, но в экологическом исследовании, как и в любом другом, недопустимо от-

рывать количественную сторону явления от его качественной специфики, сводить биологические закономерности к математическим закономерностям.

## Об основных задачах отечественной экологии

Разработка путей наиболее рационального использования популяций хозяйственно ценных организмов, разработка эффективных методов борьбы с организмами-вредителями и болезнетворными организмами должны опираться на знание образа жизни этих организмов, должны быть теснейшим образом связаны с экологическими исследованиями.

Поскольку экология в нашей стране теснейшим образом связана с практической жизнью, с нашим хозяйством, естественно, что и ведущие задачи современной экологии определяются нашим хозяйством, вытекают из путей его развития.

Важнейшей задачей, стоящей перед нашей страной, является повышение материального благосостояния нашего народа, резкое увеличение выпуска продовольственных товаров и товаров широкого потребления. Среди этих товаров существеннейшую роль играют продукты животного и растительного происхождения.

К решению этой государственной задачи наше хозяйство идет двумя путями: 1) путем обеспечения более высокой продуктивности используемых популяций животных и растений и 2) путем освоения ранее неиспользованных или недоиспользуемых популяций животных и растений.

В первом случае, поскольку образ жизни освоенных хозяйством животных и растений в общих чертах обычно бывает изучен, как это было отмечено в резолюциях Второй экологической конференции, перед экологией стоят задачи выявления закономерностей динамики популяций и разработки методики повышения их продуктивности как путем повышения воспроизводства, сокращения естественной смертности, увеличения скорости роста, так и путем правильной эксплуатации (установка правильных сроков отлова, размеров и возраста отлавливаемых особей, районов добычи и т. д.).

При освоении хозяйством новых объектов, кроме вскрытия закономерностей динамики популяций, перед нашей экологией встает задача разработки биологических основ методики наиболее эффективной добычи, а для этого в первую очередь необходимо знание поведения объекта добычи и приспособительного значения поведения, причин образования скоплений и приспособительного значения стаи. Разработка эффективных способов добычи требует разработки методики управления стаей. В ряде случаев мы эмпирически подошли к решению данной задачи (лов рыбы и насекомых на свет, лов на анод и т. д.), но теоретически эти вопросы разработаны плохо, они часто трактуются не с позиций павловской физиологии, исходящих из представления о сигнальных связях, натуральных раздражителях, а с позиций лебовских представлений о таксисах и вынужденных движениях.

Вопросы динамики популяций и вопросы выявления приспособительного значения поведения, как я полагаю, являются особо актуальными и в отношении изучения образа жизни вредных животных.

Развитие нашей экологии возможно только путем сочетания конкретных исследований, вскрывающих специфику противоречивых взаимосвязей организмов и среды, и выявления на основе этих конкретных исследований тех общих закономерностей, которым подчиняется образ жизни животных. Эти обобщения приводят к проведению новых конкретных исследований, позволяющих сделать новые обобщения.

В нашей экологии широко развернуты конкретные исследования по самым различным вопросам. В этом отношении мы, несомненно, занимаем ведущее место в мировой науке. Значительно хуже обстоит дело с разработкой общих вопросов экологии, а если теоретические исследова-

ния и появляются, то они далеко не всегда базируются на правильной методологической основе. Данное звено наших исследований заметно отстает от предыдущего, а это, несомненно, не может не отразиться на качестве и направленности конкретных исследований.

К сожалению, не является случайным тот факт, что записанное в резолюциях Второй экологической конференции решение о составлении сводного труда «Экология животных» так и осталось нереализованным.

Между тем мы, экологи, являющиеся наследниками материалистических традиций русской зоологии, имеем все возможности для успешной разработки теоретических основ нашей экологии. В настоящее время это особенно необходимо. Мы должны помнить, что на нас, экологах, в первую очередь лежит ответственность за прогрессивное развитие нашей зоологии в целом, за ее успешное служение нашему хозяйству. Нам приходится иметь в виду, что и в настоящее время не исключена возможность рецидивов идеалистических и метафизических построений в экологии, далеко не полностью преодолен и механицизм. На теоретическом фронте нам предстоит очень большая и ответственная работа. Бесспорно, что, сочетая конкретные исследования с разработкой теории, мы обеспечим прогрессивное развитие нашей экологии.

**Литература**


Васнецов В. В., 1946. Дивергенция и адаптация в онтогенезе, Зоол. журн., т. XXV, вып. 3.— 1947. Рост рыб как адаптация, Бюлл. МОИП, вып. 1.— 1953. Целостность экологии вида у рыб, Очерки по общим вопросам ихтиологии.— 1953а. О морфологии, Зоол. журн., т. XXXII, вып. 6.

Дислер Н. Н., 1950. Проблемы индивидуального развития животных в свете критики положений механики развития, Усп. совр. биол., т. XXX, вып. 1.

Житков Б. М., 1922. Возрастная изменчивость и эволюция.

Кашкаров Д. Н., 1934. Предисловие к книге Ч. Элтона «Экология животных».— 1945. Основы экологии животных.

Крыжановский С. Г., 1939. Принцип рекапитуляции и условия исторического понимания развития, Сб. памяти А. Н. Северцова.— 1949. Морфоэкологические закономерности развития карповых, вьюновых и сомовых рыб, Тр. ИМЖ АН СССР, вып. 1.— 1950. Теоретические основы эмбриологии, Усп. совр. биол., т. XXX, вып. 3 (6).— 1953. О видообразовании, Зоол. журн., т. XXXII, вып. 6.

Ленин В. И., 1947. Философские тетради.— 1952. Материализм и эмпириокритицизм.

Лысенко Т. Д., 1948. О положении в биологической науке, Стенографический отчет сессии ВАСХНИЛ им. В. И. Ленина.

Мао Цзэ-дун, 1953. Относительно противоречия, Избр. произведения, т. 2.

Никольский Г. В., 1950. О динамике численности стада рыб и о так называемой проблеме продуктивности водоемов, Зоол. журн., т. XXIX, вып. 6.— 1953. О некоторых общих вопросах биологии, Бюлл. МОИП, т. LVIII, вып. 2.— 1953а. О теоретических основах работ по динамике численности рыб, Тр. Всесоюз. конф. по вопросам рыбн. хоз-ва.— 1953б. О закономерностях динамики численности рыб, Вестн. МГУ, вып. 2.— 1953в. О некоторых вопросах проблемы вида, Зоол. журн., т. XXXII, вып. 5.— 1954. О некоторых вопросах гидробиологии, Журн. общ. биол., т. XV, вып. 3.

Новиков Г. А., 1953. Полевые исследования по экологии наземных позвоночных.

Павловский Е. Н., 1937. Учение о биоценозах в приложении к некоторым паразитологическим проблемам, Изв. АН СССР.

Парамонов А. А., 1933. Глава «Экология» в книге Шелл «Общая биология».

Резолюции Второй экологической конференции по проблеме «Массовые размножения животных и их прогнозы», Киев, 1951.

Рулье К. Ф., 1954. Избранные биологические произведения.

Северцов Н. А., 1855—1950. Периодические явления в жизни зверей, птиц и гад Воронежской губернии.

Северцов С. А., 1937. Дарвинизм и экология, Зоол. журн., т. XVI, вып. 4.

Сеченов И. М., 1861. Лекции.

Элтон Ч., 1934. Экология животных.

Cain A. Y., 1951. So-called nonadaptive characters in evolution, Nature, 168, 424.

Clements F. E. a. Shelford V., 1939. Bio-ecology.

Heckel E., 1869. Entwicklungsgang und Aufgaben der Zoologie, Jenaische Zschr., Bd. V.

Hora S. L., 1952. Adaptation and evolution, Proc. Nat. Inst. Sci. of India, vol. XVIII, No. 3.

Hubbs C. L., 1943. Criteria for subspecies, species and genera as determined by researches on fishes, Ann. of the New-York Acad. of Sci., vol. XLIV, art. 2.

Shelford V., 1929. Laboratory and field ecology.

Thienemann A., 1939. Grundzüge einer allgemeinen Ökologie, Arch. Hydrob., XXXV.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIV 1955 ВЫП. 1

# К МОРФОЛОГИИ САМЦОВ КОЛОВРАТОК ИЗ ОТРЯДА MONOGONONTA

## 1. PROALES DAPHNICOLA THOMPSON и EPIPHANES SENTA EHRENBERG

Б. В. ВЛАСТОВ

Болшевская биологическая станция МГУ им. М. В. Ломоносова

Строение самцов у коловраток представляет интерес с двух точек зрения. Во-первых, у ряда видов самцы настолько упрощены в своей организации, что превратились как бы в «самостоятельно двигающийся мужской половой аппарат» — они интересны как крайняя степень морфологической деградации животного. Эта группа видов связана, однако, рядом переходов с другой, противоположной ей, группой форм, у которой в строении самцов обнаруживаются хотя и существенные, но все же ограниченные черты упрощения организации по сравнению с самками. Наличие в этом случае у самцов развитого коловращательного аппарата, мускулатуры, которая мало отличается от таковой самки, развитой нервной системы и органов чувств, а также выделительной системы и, в той или иной степени рудиментарного, пищеварительного тракта — все это делает в принципе необходимым при сравнительно-анатомическом анализе изучение организации не только самок, как это делается в большей части случаев, но также и самцов.

К сожалению, на практике это не всегда оказывается возможным, так как и в настоящее время, по подсчету Гаймен (Hyman, 1951), самцы описаны не более чем у 10% видов наиболее богатого формами отряда Monogononta. При этом многие описания настолько лаконичны, что совершенно не дают материала для сравнительно-анатомических сопоставлений. Таково, например, имеющееся в работе Бошана (Beauchamp, 1923) упоминание и о самцах Proales daphnicola Thompson [1]. Автор ограничивается следующей краткой их характеристикой: самцы «во всех отношениях сходны с самками, но меньших размеров и лишены пищеварительного канала. Ножные железы кажутся у них пропорционально более крупными» (стр. 227). Изображения самца Бошан не дал.

Другого, более подробного описания самцов указанного вида никем составлено не было. Между тем их строение представляет интерес со сравнительно-анатомической точки зрения.

Самцы P. daphnicola трудно находимы в природных условиях. При их малых размерах и относительно малой подвижности, они не легко обнаруживаются на панцыре дафний, где они живут, как и самки данного вида. Наоборот, амиктические и миктические яйца этих коловраток хорошо заметны на теле дафний, легко снимаются с рачков и хорошо развиваются во влажной камере. Этим способом и обеспечивался необходимый материал для исследования в сезон появления самцов (Властов, 1953). При содержании во влажных камерах при температуре 8—

[1] Автор ошибочно называет этот вид P. gammari Plate, отождествляя обе формы на основании лишь весьма поверхностного их сходства.

16° самцы полностью сохраняли свою активность в течение 2 суток после выхода из яйца. На 3-и сутки уже значительная часть их впадала в депрессию, а на 4-е сутки бо́льшая часть обычно погибала, и только единичные особи доживали до 5-х суток.

Характерно, что самцы, как и самки, выходят из яйца неполовозрелыми. В семеннике самца, только что освободившегося от яйцевых оболочек, еще не бывает готовых сперматозоидов, а только сперматиды и сперматоциты. Самое освобождение из яйцевых оболочек происходит у самцов с большим трудом и очень медленно — в течение 20—30 мин., причем процесс вылупления неоднократно прерывается паузами покоя. Медленность вылупления связана, повидимому, со слабостью ноги, которая не играет роли в процессе выхода из яйца, тогда как почти моментальное вылупление закончивших свой эмбриогенез самок обусловливается сильными толчками, которые они производят своей ногой внутри яйцевых оболочек. В то время как самки сейчас же после вылупления приступают к поискам пищи, обнаруживая полную меру своей жизненной активности, самцы еще долгое время (до 2,5 час.) после выхода из яйца остаются пассивными, прикрепившись к пустой яйцевой оболочке и не расправляя полностью своего тела. Прикрепление к яйцевой оболоч-

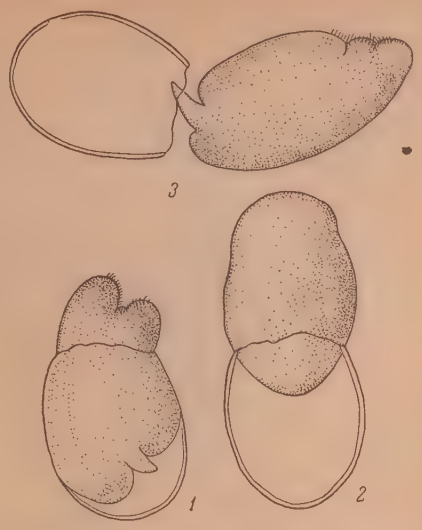


Рис. 1. Последовательные фазы освобождения самца P. daphnicola из яйцевой оболочки

*1* — одна из начальных фаз процесса (вид сбоку), *2* — фаза, близкая к концу выхода из оболочки, *3* — самец, прикрепившийся к пустой оболочке

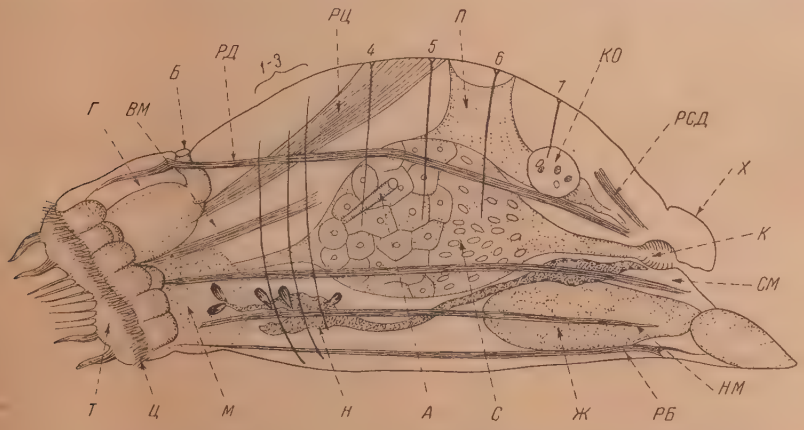


Рис. 2. Самец P. daphnicola, недавно вышедший из яйца (вид сбоку)

*А* — боковой и *Б* — спинной органы чувств, *Г* — мозг, *Ж* — ножная железа, *К* — клоака, *КО* — пузырек с конкрециями, *М* — рудимент фаринкса, *Н* — протонефридий, *П* — подвесок семенника, *С* — семенник со сперматидами и сперматоцитами, *Т* — псевдотрох, *Х* — хвост; ретракторы: *РД* — спинной, *РСД* — супрадорсальный, *ВМ* — верхний латеральный, *СМ* — средний латеральный, *НМ* — нижний латеральный, *РЦ* — центральный, *РБ* — брюшной; *Ц* — цингулюм; *1—7* — кольцевые мускулы

е спасает их от опасности быть смытыми с тела дафний токами воды в ечение периода их пассивности, следующего за вылуплением (рис. 1).

При общем сходстве формы тела с самками самцы характеризуются следующими особенностями: более короткой, одночленистой ногой, наличием нависающей над клоакой небольшой складки — зачаточного хвоста (рис. 2), несколько измененным строением коловращательного аппарата и, особенно резко,— своими размерами. Максимальный наблюдавшийся размер самцов не превышал 230 μ, тогда как половозрелые самки, приступившие к откладке яиц, достигали 350 μ, а максимальная наблюдавшаяся длина самок равнялась 425 μ. У особей, только что вылупившихся из яйца, разница в размерах не столь значительна: длина тела у таких самцов около 190 μ, а у самок — около 212 μ.

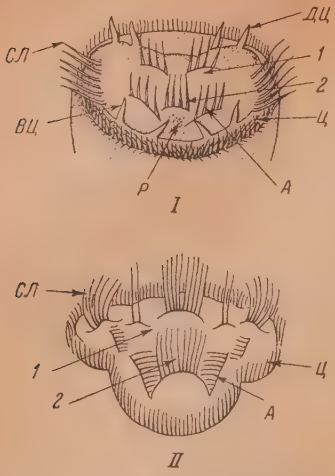


Рис. 3. Коловращательный аппарат самцов P. daphnicola (*I*) (ориг.) и E. senta (*II*) (по Везенберг-Лунду)

*А* — адоральные дуги, *ВЦ* — вентральные и *ДЦ* — дорсальные цирры, *Р* — ямка на месте рта, *СЛ* — боковые группы циррообразных ресниц, служащих для плавания; *Ц* — цингулюм; *1—2* — поперечные ряды циррообразных ресниц буккального поля

Коловращательный аппарат самцов состоит из сплошного наружного венчика тонких ресничек и тех же в основном групп ресничных образований буккального поля, как и у самок. Однако число цирр и крупных ресничек здесь иное: в составе псевдотроха с каждой стороны имеются две дорсальные и две вентральные цирры (а не четыре и одна, как у самки), а длинные боковые ресницы, служащие для плавания, имеются лишь в числе пятисеми (а не 10—11, как у самки); иное также число циррообразных ресниц в двух поперечных рядах их на буккальном поле (рис. 3). Так как самцы держат обычно коловращательный аппарат слегка втянутым, оказалось невозможным точно определить число адоральных дуг. Расположение и строение спинного и боковых органов чувств сходны с таковыми у самок, но мозг менее дифференцированной формы. В общем сходно и строение пристеночной мускулатуры, но у самцов супрадорсальные ретракторы менее развиты и не доходят до седьмой кольцевой мышцы, а кроме того, недоразвиты три передние кольцевые мышцы туловища. Число мерцательных колбочек в каждом протонефридии, как и у самок, равно пяти, и также имеется два железистых клубочка, причем второй клубочек, расположенный, как и у самок, в передней части туловища, имеет характерный боковой отросток (рис. 4). Пузырь отсутствует, но предконцевые части выводных каналов протонефридиев вздуты (рис. 5). На месте рта небольшая ямка. Рудиментарный фаринкс, без всяких следов челюстного аппарата, переходит в длинный и очень широкий тяж — измененный пищевод, который, так же как и рудимент кишечника, служит в качестве подвеска для семенника. Рудимент кишки связан с пузырьком, который содержит жидкость с плавающими в ней конкрециями желтокоричневого цвета. Семенник или слегка вытянут в направлении продольной оси тела, или правильно округлой формы с едва заметной перетяжкой по медиальной линии. Парная простата лежит по бокам семе-

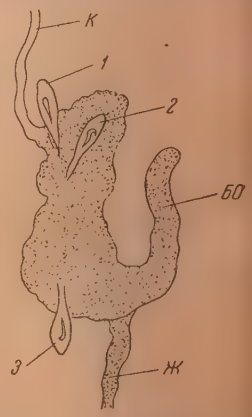


Рис. 4. Туловищный железистый клубочек протонефридия самца P. daphnicola

*1—3* — мерцательные колбочки; *БО* — боковой отросток, *Ж* — железистый канал, *К* — часть капиллярного канала, идущая к головному клубочку

провода; пенис отсутствует; стенка клоаки выстлана нежными, длинными, непрерывно мерцающими ресничками.

В итоге можно сказать, что самцы P. daphnicola относительно мало упрощены по сравнению с самками и в этом отношении сходны с самцами некоторых других представителей нотомматид (P. wernecki, P. parasita, некоторые виды Diglena, Eospora digitata и др.). Однако особый интерес представляет сходство в строении с самцами вида, принадлежащего к другому семейству, а именно — с самцами Epiphanes senta, наиболее полное описание и изображение которых было дано Везенберг-Лундом (Wesenberg-Lund, 1923), а затем Гермес (Hermes, 1932).

Строение и форма частей мужского полового аппарата очень близки у обеих форм, только простата у E. senta не так далеко сдвинута назад, как у P. daphnicola. Очень сходны передние подвески семенников, образовавшиеся из пищеводов: у обеих форм — это широкие ленты, значительно превосходящие шириной пищевод самок. Попутно можно отметить, что самцы E. senta, так же как и P. daphnicola, вылупляются неполовозрелыми. Однако у P. daphnicola имеется рудимент мастакса, а у E. senta его нет. Различия в строении выделительной системы у самцов те же, что и у самок: у E. senta только четыре мерцательные колбочки и имеется анастомоза Гексли. Пузырьки с конкрециями, связанные с задним подвеском семенника, не вполне сходны: у P. daphnicola число конкреций много меньше, а самый пузырек, который всегда бывает в единственном числе (а не один-три, как у E. senta), иногда явственно разделен на две половины.

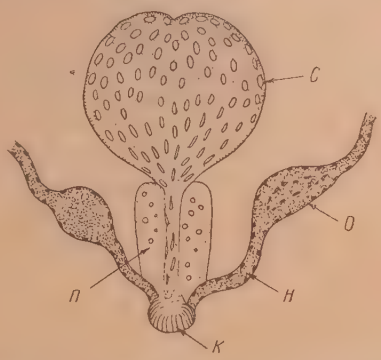


Рис. 5. Половые органы и концевые части протонефридиев половозрелого самца P. daphnicola

*К* — клоака, *Н* — концевая часть железистого канала протонефридия, *О* — вздутие канала, *П* — простата, *С* — семенник

Разительно сходство и в общем плане строения коловращательного аппарата. У обеих форм сплошной цингулюм и развитой псевдотрох с боковыми короткими дужками длинных ресниц, служащих для плавания; два поперечных ряда более длинных циррообразных ресниц на буккальном поле и адоральные дуги, из которых у E. senta имеется две пары, а у P. daphnicola — одна пара (но, может быть, тоже две?). Число ресниц и их группировка в поперечных рядах буккального поля несколько различны у обоих видов, но и у того и у другого сходно обособление в медиальной части буккального поля пучков длинных циррообразных ресниц, которые занимают в основном то же положение, что и у самок. Кроме того, Гермес указывает на наличие у самцов E. senta еще двух поперечных рядов из более тонких и коротких циррообразных ресничек в предротовой части буккального поля, так что общее число поперечных рядов ресниц здесь равно четырем. Таким образом, отмеченная при сравнении самок обоих видов меньшая степень олигомеризации частей коловращательного аппарата у E. senta наблюдается также и у самцов. Более существенным отличием остается, как и у самок, наличие у самцов P. daphnicola в составе псевдотроха двух дорсальных и двух вентральных цирр, легко распадающихся на пучки тонких ресниц. Подобные цирры («sois sensorielles») у самцов E. senta описаны Гермес в составе цингулюма. Можно предполагать также, что у обоих видов имеются различия и в составе гиподермальных утолщений кроны, поскольку такие различия были отмечены у самок. Поэтому гомологизация частей коловращательного аппарата не может быть проведена до конца (Властов, 1954).

Что касается общей формы тела, то сходство ее у самцов обоих видов весьма велико. Кольцевая мускулатура у самцов E. senta более развита и состоит из восьми, а не из семи (как у P. daphnicola) кольцевых мускулов. В расположении и степени развития продольных ретракторов в основном те же черты сходства и отличия, что и у самок. Как черту сходства между обоими видами можно отметить также примерно одинаковые соотношения в размерах самцов и самок. Везенберг-Лунд указывает для самцов E. senta длину тела от 200 до 250 μ, а для самок — от 400 до 500 μ; оба размера очень близки к тем, которые были указаны выше для P. daphnicola.

В общем, сопоставление особенностей строения самцов P. daphnicola и E. senta приводит к тем же выводам, что и сравнение анатомии самок у этих видов. При наличии очень большого сходства в ряде признаков и анатомического строения, и внешней морфологии, в частности при большом сходстве общего плана строения коловращательного аппарата, оказывается все же невозможным провести полную гомологизацию частей последнего. Это является косвенным указанием на то, что все разбиравшиеся выше черты сходства могут быть проявлением лишь очень далеко идущей конвергенции или параллелизма в развитии, а не свидетельством близкого родства обеих форм. Правильное решение этого вопроса возможно лишь на основе детального сравнительно-анатомического и сравнительно-экологического анализа большого числа близких форм в группах Proalinae, Epiphanidae и Brachionidae, поскольку имеется тенденция объединять два последних семейства в одно.

## Литература


Властов Б. В., 1953. О взаимоотношениях между различными Cladocera и живущими на них коловратками из рода Proales, Тр. Всесоюз. гидробиол. об-ва, т. 5.— 1954. К морфологии и систематике низших коловраток из отряда Monogononta. Proales daphnicola — комменсалист дафний и близкие формы, Зоол. журн., т. XXXIII, вып. 1.

Beauchamp P. M., 1923. Courtes notes sur les Rotiferes, Ann. Biol. lacustre, t. 12.

Hermes G., 1932. Studien über die Konstanzhistologische Elemente. IV. Die Männchen von Hydatina senta Ehrenberg, Rhinops vitrea Hudson und Asplanchna priodonta Gosse, Zschr. wiss. Zool., Bd. 141, Hft. 4.

Hyman L. G., 1951. The Invertebrates, vol. 3.

Wessenberg-Lund C., 1923. Contributions to the biology of the Rotifera. 1. The males of the Rotifera, Mem. Acad. Roy. des Sc. et des Lettres de Danemark, Copenhague, sec. des Sci., 8 Raekke, 4, 3.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIV 1955 ВЫП. 1

# ПИТАНИЕ И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЭУФАУЗИД ЯПОНСКОГО МОРЯ

Л. А. ПОНОМАРЕВА

Институт океанологии АН СССР

Настоящая работа выполнена на основании исследования материалов, собранных автором во время рейсов экспедиционного судна «Витязь», и является первой частью исследования эуфаузид дальневосточных морей и северной части Тихого океана.

Эуфаузиды — относительно крупные ракообразные. По имеющимся литературным данным (Кун 1949, 1951; Мантейфель, 1938, 1941; Пономарева, 1954, Einarsson, 1945; Lebour, 1924, и др.) и по сведениям, полученным от работников рыбной промышленности, они занимают второе, а часто и первое место в питании многих промысловых рыб и усатых китов.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В нашем распоряжении имелось 580 проб, собранных в двух рейсах экспедиционного судна «Витязь» в Японском море в январе — феврале и в мае, и несколько проб, взятых там же в апреле и июне. Зимой работы производились почти по всему Японскому морю, исключая его южную часть, а весенний и летний рейсы охватили только южную половину Татарского пролива. Кроме того, были использованы некоторые сборы эуфаузид из желудков сельди, скумбрии и горбуши, любезно предоставленных автору М. С. Кун и В. Т. Богаевским (ТИНРО). Основным недостатком материала является отсутствие сборов с июля по декабрь. Следует отметить отсутствие весеннего материала из центральной части Японского моря.

Поскольку методика исследований эуфаузид разработана еще совершенно недостаточно и почти никем не описана, считаем нужным остановиться на ней несколько подробнее.

Почти все планктонологи отмечают, что количество эуфаузид в пробах, собранных обычными планктонными сетями, не соответствует их действительному количеству в море. В рейсах «Витязя» макропланктон (в том числе и эуфаузиды) собирался большими планктонными сетями, замыкающимися по типу сетей Нансена и Джеди. Наибольшей уловистостью отличается сеть, построенная по типу планктонной сети Джеди. Она состоит из усеченного конуса плотной ткани (парусины) длиной в 1,4 м и диаметром в 113 см (нижним) и 80 см (верхним). В соединение этого конуса с конусом из мельничного сита № 150 вставлен металлический обруч диаметром в 113 см, а входное отверстие укреплено обручем диаметром в 80 см. Общая длина сети — 4,5 м, площадь облова — 0,5 м. Эти сети вполне пригодны для количественного учета эуфаузид и других макропланктеров.

Материал фиксировался 3—4%-ным формалином. В дальнейшем собранные эуфаузиды обрабатывались в лаборатории более подробно. Для исследования питания сначала просматривали «корзинку», сложенную торакальными ногами, из нее иголочкой вытаскивали содержимое; затем вынимали и вскрывали желудок, расположенный в передней части торакса, и содержимое просматривали под бинокуляром и микроскопом.

## ВИДОВОЙ СОСТАВ ЭУФАУЗИД ЯПОНСКОГО МОРЯ И ИХ ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ

Известно всего 85 видов эуфаузид, причем 46 из них являются видами тропическими и субтропическими (Russel, по Зенкевичу, 1951). В умеренных водах обоих полушарий живет небольшое количество видов, но зато большая часть их являются массовыми, что и обусловливает

их серьезное значение в зоопланктоне. Тропические и субтропические виды, а также глубоководные, повидимому, не имеют такого значения.

Эуфаузиды — исключительно планктонные организмы, причем огромное большинство их связано с открытым морем. Некоторые виды ограничены в своем вертикальном распределении глубиной, но большинство массовых видов живет в продуцирующем слое 0—200 м.

В Японском море нами было обнаружено всего четыре вида эуфаузид, причем все они являются массовыми формами.

1. Thysanoessa longipes Brandt (1851). Впервые отмечен Ф. Брандтом для Охотского моря, затем был найден в Беринговом море, а также в водах Аляски и Британской Колумбии. Вместе с Euphausia pacifica является одним из наиболее массовых видов в дальневосточных морях. Для Тихого океана, повидимому, этот вид эндемичен. В наших сборах достигает 33 мм длины. В Японском море является наиболее глубоко живущим видом — до 2000 м. Настоящие глубоководные эуфаузиды здесь отсутствуют, как и весь глубоководный планктон.

2. Thysanoessa inermis (Kroyer), 1846. Отмечен в северных частях как Атлантического, так и Тихого океанов, в Карском море, в Беринговом море, на юг, по Ганзену (Hansen), доходит до 46°39′, по нашим данным,— до 37° с. ш., так как был найден в Корейском заливе. По нашим данным, отмечался в Охотском море и в северо-западной части Тихого океана. В Японском море редко спускается глубже 500 м. Достигает 29 мм длины.

3. Thysanoessa raschii (M. Sars), 1863. Как и Th. inermis, вид является амфибореальным, известен из северных частей Атлантического и Тихого океанов, заходит в Карское море, встречается в Американском секторе Арктики, у Калифорнии и, по нашим данным, в Охотском море. Взрослые экземпляры достигают 25 мм длины. Вид неритический, привязан в своем распространении к континентальной ступени. В наибольших количествах встречается в теплое время года.

4. Euphausia pacifica Hansen, 1911. Встречается в северной половине Тихого океана, в Беринговом море, отмечался для Тихоокеанского побережья Японии; по нашим материалам, найден в Охотском, Японском морях и в северо-западной части Тихого океана. Будучи одним из наиболее многочисленных видов в Японском море, не был отмечен исследователями. Объясняется это, несомненно, его большим внешним сходством с Thysanoessa raschii. Вид приурочен к приповерхностным водам, в Японском море редко спускается глубже 200 м. Достигает 25 мм длины.

## ПИТАНИЕ

Специально питанием эуфаузид занимались очень немногие исследователи. До настоящего времени нет единого взгляда на то, чем в основном питаются эуфаузиды бореальных морей — растениями (фитопланктоном), детритом, или же являются хищниками. Специально питанию эуфаузид посвящены работы Р. Макдональда (Macdonald, 1927), Бэркли (Barkley, 1940). В большинстве случаев исследователи ограничивались только качественным анализом пищи. Питание различных видов на разной глубине в разные сезоны не учитывалось.

Все указанные авторы занимались питанием эуфаузид Северной Атлантики. Тихоокеанские виды в этом отношении не исследовались. Большинство авторов (Paulsen, 1940; Lebour, 1926, и др.) считают, что преобладающей пищей эуфаузид является фитопланктон, в особенности диатомовые. Это относится к Thysanoessa inermis, Meganyctiphanes norvegica, Nyctiphanes couchii, Euphausia superba. С другой стороны, Ч. Хиклинг (Hickling, 1925) нашел, что первые три упомянутых вида питаются детритом. Х. Эйнарссон (Einarsson, 1945) весьма подробно исследовал содержимое желудка и «корзинки», образованной торакальными ногами. Здесь необходимо отметить, что «корзинки» играют большую роль при качественном анализе питания, так как в них сохраняется уловленная пища до того, как она попадает в желудки. Обычно, по нашим наблюдениям над живыми объектами в аквариуме, эуфаузида держит уловленные объекты между торакальными ногами и активно выбирает съедобное, аккуратно выедая мякоть из тела пойманных ракообразных так, что остается пустой хитиновый панцырь, а несъедобные объекты и неперевариваемые частицы (хитин) большей частью выбрасываются из «корзинки». Другая, меньшая, часть таких частиц, как правило, незначительных по величине (раковины глобигерин, створки диатомей, антенны и части ног копепод и др.), попадает в желудок и выводится через кишечник с фекальными комками.

При игнорировании содержимого «корзинок» невозможно разобраться в питании, так как в желудке чаще всего наблюдаются неопределимые части. Таким образом, для определения качественного состава пищи «корзинки» являются столь важным дополнением, что ими пренебрегать нельзя. Но необходимо учесть, что эуфаузиды в предсмертной агонии могут, будучи уже в банке, захватывать копепод; поэтому нами учитывались в «корзинках» только те копеподы, которые носят следы повреждений мандибулами.

Нами было исследовано 364 рачка, из них 204 — Th. longipes, 70 — Th. inermis, 80 — E. pacifica и 10 — Th. raschii. Материал в общем равномерно распределялся между зимним и весенним периодами по каждому виду, кроме Th. raschii.

В табл. 1 приводим соотношения (в процентах) пустых и полных желудков различных видов для двух сезонов. Таблица показывает, что в оба сезона, почти как правило, процент полных желудков превышал процент пустых. Очевидно, все три вида, упомянутые здесь, активно питаются как зимой, так и весной. Все же Th. longipes стоит несколько особняком: у нее процент пустых желудков равен проценту полных или даже превышает таковой. Нерест, происходящий у Th. inermis весною, также не влияет, повидимому, на снижение активности питания.

Таблица 1

**Распределение эуфаузид с наполненными и пустыми желудками по двум сезонам**

| Вид | Зима | | Весна | |
|---|---|---|---|---|
| | Колич. желудков в % | | | |
| | содержащих пищу | пустых | содержащих пищу | пустых |
| Thysanoessa inermis | 52 | 48 | 72 | 28 |
| Th. longipes | 50 | 50 | 40 | 60 |
| Euphausia pacifica | 76 | 24 | 52 | 48 |

Как правило, желудок и «корзинка» пусты у раков, пойманных глубже 500 м. Так как пища сначала попадает в «корзинку», затем переходит в желудок, где задерживается дольше, то глубже 100 м «корзинки» большей частью оказываются пустыми, а в желудке встречаются неопределимые остатки. Вообще же питание происходит как зимой, так и весной преимущественно в верхнем 50-метровом слое (табл. 2).

Таблица 2

**Распределение эуфаузид с наполненными и пустыми желудками по глубинам**

| Вид | 0—50 м | | 50—100 м | | 100—500 м | | 500—1000 м | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | Колич. желудков в % | | | | | | | |
| | содержащих пищу | пустых | содержащих пищу | пустых | содержащих пищу | пустых | содержащих пищу | пустых |
| Thysanoessa inermis | 89 | 11 | 11 | 89 | 1 | 99 | — | — |
| Th. longipes | 22 | 78 | 56 | 44 | 5 | 95 | 13 | 87 |
| Euphausia pacifica | 55 | 45 | 45 | 55 | 2 | 98 | — | — |

Th. inermis питается в слое 0—100 м, причем преимущественно в верхней половине этого слоя (0—50 м). E. pacifica также питается в слое 0—100 м, а Th. raschii, данные по которой не приведены в табл. 3,— даже в слое 0—40 м. Th. longipes питается во всех слоях, но наиболее активно в слое 50—100 м; затем активность резко снижается, слегка возрастая в слоях глубже 500 м. Это происходит преимущественно за счет старшего возраста Th. longipes (наибольших размерных групп — свыше 26 мм длины), у которых вертикальные миграции ослаблены и рачки редко подни-

маются выше 100 м. Эти наиболее крупные рачки питаются преимущественно в слое около 100 м, но не прекращают питания и на глубинах.

Исследование интенсивности питания в течение суток показало, что наиболее интенсивно эуфаузиды питаются вечером и ночью. Вечером процент рачков с желудками, содержащими пищу, равен 82%, ночью — 84%, утром снижается до 50% и днем только 7% рачков имеет пищу в «корзинке» или в желудке (рис. 1). Суммарно для трех видов 42% (с желудками, содержащими пищу) в вечерние и ночные часы приходятся на слой 0—50 м, 40% — на слой 50—100 м, 5% — на слой 100—500 м и 13% — на слой 500—1000 м (исключительно Th. longipes).

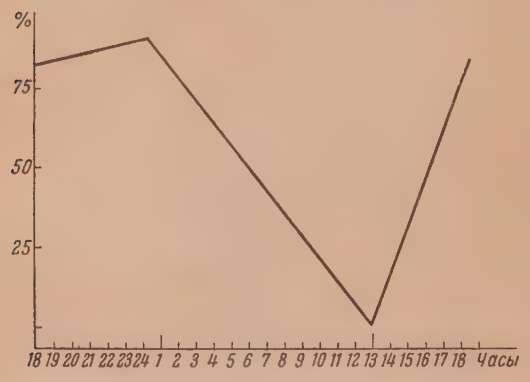


Рис. 1. Кривая интенсивности суточного питания эуфаузид (в слое 0—100 м)

Было исследовано питание эуфаузид, начиная со стадии циротопии. Оказалось, что по составу пищи различные возрастные группы не отличаются. Даже небольшие эуфаузиды уже питаются копеподами.

Основная трудность исследования состава пищи эуфаузид заключается в том, что пища попадает в желудок уже основательно изломанной мандибулами и судить о ее составе часто невозможно. Правда, иногда в желудке находятся отдельные хорошо сохранившиеся хитиновые частицы, раковины, створки и т. п., но чаще преобладают неопределимые остатки. Выводить индексы наполнения желудка эуфаузид мы не считаем возможным, так как во многих случаях нельзя определить состав пищи полностью, а некоторые организмы с кремневыми или хитиновыми покровами не используются целиком.

Фекальные комки исследовались так же, как и содержимое кишечника. Содержимое среднего отдела кишечника (если считать желудок передним отделом) отличалось от содержимого желудка разве только тем, что оформленных компонентов здесь было еще меньше, чем в желудке. Фекалии состояли обычно из плотно сбитого темного комка непереваренных твердых частиц, иногда — из одних сплющенных, деформированных раковин глобигерин.

В табл. 3 приводим состав пищи различных видов эуфаузид. В ней указаны компоненты, поддававшиеся определению. Можно заметить, что состав пищи схож у Th. longipes и Th. inermis. Th. longipes в этом отношении несколько отличается, так как в пище ее неоднократно находились

Таблица 3

**Состав пищи различных видов эуфаузид**

| Виды | Copepoda и их остатки | Oikopleura | Limacina | Яйца и науплии Copepoda | Личинки моллюсков | Глобигерины | Tintinnoida | Амфиподы | Глаза эуфаузид | Ostracoda | Фитопланктон | Детрит |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Thysanoessa inermis | + | + | + | + | + | + | + | — | + | · | + | + |
| Th. longipes . . . . | + | + | - | + | — | + | + | + | + | + | — | + |
| Euphausia pacifica . | + | — | — | + | — | + | + | — | + | — | + | + |
| Th. raschii . . . . . | — | — | — | + | — | - | - | — | - - | - | + | + |

остракоды (Conchoecia borealis) и небольшие амфиподы (Parathemisto japonica), а фитопланктон отсутствовал. Th. raschii питается преимущественно фитопланктоном и детритом. К сожалению, для зимы по этому виду материала недостаточно. Роль детрита в питании пока не ясна, так как практически часто невозможно отличить детрит от уже переваренных частиц. Но все же, повидимому, эта роль не очень велика, особенно в весенний период. Отсутствие у большей части видов (кроме Th. inermis) лимацин и личинок моллюсков, вероятно, случайно.

Иностранные авторы указывают на питание преимущественно фитопланктоном и растительным детритом всего рода Thysanoessa. По нашим данным, Th. longipes не питается фитопланктоном совсем, единичные клетки встречаются у одногодичных экземпляров (до 20—25 мм длиной), а для Th. inermis фитопланктон не является основным компонентом пищи. Данные, наиболее схожие с нашими, имеются у Х. Эйнарссона, который указывает, что он никогда не отмечал в качестве основной пищи эуфаузид фитопланктон. Он находил — преимущественно в «корзинках» — лимацин, сагитт, копепод, амфипод, не определяя их до вида. Сагитт нам не приходилось встречать ни разу, но остальные компоненты представлены более полно. Кроме того, никто не отмечал нахождения в желудках и «корзинках» эуфаузид частей глаз, принадлежащих эуфаузидам же. Мы же неоднократно находили как хрустальные конусы фасеточных глаз, так и сами глаза, раздробленные на куски или почти целые. Судя по их размерам, глаза принадлежали рачкам не меньшей величины, чем «хищник». Глаза и хрустальные конусы не были найдены только у Th. raschii, что, возможно, объясняется просто незначительным материалом по этому виду. У E. pacifica хрустальные конусы были найдены только у небольшого количества экземпляров, пойманных зимой. Можно предположить, что виды, чаще употребляющие в пищу фитопланктон, являются меньшими хищниками. Х. Эйнарссон указывает на нахождение и в «корзинках» Meganyctiphanes norvegica темной красновато-коричневой массы. Эта масса была также найдена в желудках исследованных экземпляров, причем она, повидимому, быстро теряла окраску. Х. Эйнарссон не обсуждает природу этой массы. Можно предположить, что это была пигментная часть глаза эуфаузид, которая также при увеличении кажется красновато-коричневой и довольно быстро теряет свою окраску при прохождении через кишечный тракт. К сожалению, ни один автор не указывает на нахождение хрустальных конусов, хотя отдельные намеки (о нахождении правильных призмочек) встречаются. Как попадают эти глаза в «корзинку», а затем в желудок эуфаузид,— пока решить трудно. Вряд ли эуфаузиды получают их из экскрементов рыб, так как глаз, кроме хрустальных конусов и самой фасетки, очень хорошо переваривается. К тому же, если бы глаза эуфаузид проходили кишечник рыбы целиком, они должны бы целиком и попадаться эуфаузидам; в нашем же материале такие случаи почти не встречались — чаще всего это были части глаз с пигментным слоем. Остается предположить, что эуфаузиды или выдирают глаза (верхнюю их часть) у мертвых рачков, или же выедают их у живых, подобно тому как это делают некоторые планктонные амфиподы. Хотя в планктонных сборах часто попадались эуфаузиды с поврежденными глазами, но окончательное решение вопроса может быть сделано только путем наблюдений над живыми объектами.

Детрит, повидимому, не имеет такого большого значения в пище эуфаузид, как это подчеркивали многие зарубежные авторы. Желудков, где преобладал один детрит, было немного. Это были большей частью желудки крупных Th. longipes, частично питающихся в слоях глубже 500 м.

Только копеподы являются неизменным компонентом, присутствующим в пище в течение обоих сезонов. Из копепод по частоте встречаемости на первом месте стоит Metridia pacifica, затем Calanus tonsus, Scolecitrix minor, Calanus finmarchicus, Pseudocalanus elongatus, Microcala-

nus pygmaeus и Microsetella rosea. Oithona similis встречается редко. Большую потребляемость Metridia и Calanus tonsus эуфаузидами необходимо учитывать, так же как и выедание копепод рыбами, при составлении карт распределения биомассы зоопланктона.

Зимой добавляются (а у Th. inermis и E. pacifica выходят по частоте встречаемости на первое место) глобигерины и тинтинноидеи. В отдельных желудках Th. inermis и E. pacifica находилось до 70 штук глобигерин. Летом эти группы в пище пропадают и заменяются фитопланктоном и ойкоплеврами. Глаза эуфаузид наиболее часто встречаются у Th. inermis и Th. longipes, т. е. более «хищных» раков, чем E. pacifica и Th. raschii. Что касается фитопланктона, то у Th. inermis и E. pacifica преобладает Thalassiosira nordenskioldi, а у Th. raschii состав фитопланктона более разнообразен. Приводим список видов, найденных в «корзинках» и желудках Th. raschii (по определению Л. И. Смирновой): 1) Fragilaria sp., большей частью с покоящимися спорами — масса, 2) Corethron hystrix — обломки, 3) Rhizosolenia alata — обломки, 4) покоящиеся споры Melosira arctica, 5) Bacterosira fragilis, 6) Biddulphia aurita, 7) Coscinodiscus oculus-iridis, 8) Thalassiosira nordenskioldi, 9) Chaetoceros convolutus, 10) Ch. debicus, 11) Peridinium depressum, 12) Navicula Granii.

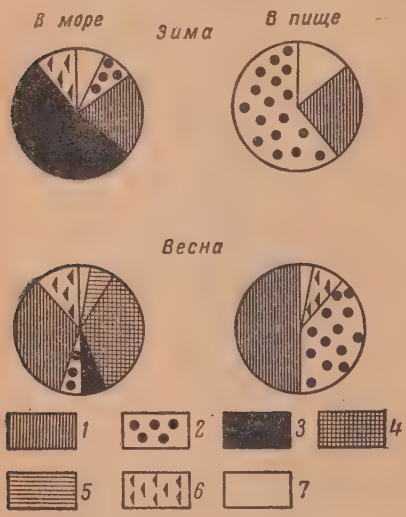


Рис. 2. Соотношение копепод по количеству экземпляров (в %) в море и в пище эуфаузид в слое 0—100 м

*1* — Calanus tonsus, *2* — Metridia pacifica, *3* — Calanus cristatus, *4* — Oithona similis, *5* — Eucalanus bungii, *6* — Pseudocalanus elongatus, *7* — Varia

Изменений в характере питания по различным районам моря отметить не удалось.

Трудно решить вопрос об избирательном питании эуфаузид. В нашем распоряжении имелось значительное количество проб планктона, взятых одновременно с ловом эуфаузид. Анализ этих проб и качественный анализ пищи показывают, что в основном состав планктона соответствует и составу пищи. Зимой состав планктона характеризуется преимущественно присутствием копепод в III, IV и V копеподитных стадиях. По количеству экземпляров на первом месте стоят Pseudocalanus elongatus, Calanus cristatus, C. tonsus, затем Oithona similis, глубже 100 м — Scolecithrix minor, Metridia pacifica, амфиподы. Фитопланктон находится в малом количестве в северных районах — это исключительно Coscinodiscus oculus-iridis; в южных (38—39° с. ш.) это количество несколько увеличивается, и добавляется Thalassiosira nordenskioldi. Много глобигерин и тинтинноидей. Весной количество глобигерин и тинтинноидей уменьшается.

Состав планктонных ракообразных для слоя 0—200 м остается тот же, что и зимой. Добавляется огромное количество фитопланктона, значительное как по биомассе, так и по разнообразию видового состава.

Имелась возможность много раз сопоставить содержимое желудка и «корзинки» эуфаузид и состав планктона в море как по зимним, так и по весенним сборам. На рис. 2 схематически показано процентное соотношение копепод (по количеству экземпляров) в планктоне и в желудках и «корзинках» зимой и весной. Взяты копеподы, как наиболее показательный компонент, тем более, что данных по содержанию в планктоне глобигерин и тинтинноидей не имеется. Схема показывает, что зимой в планк-

тоне в слое 0—100 м преобладает по количеству экземпляров Calanus cristatus, затем C. tonsus, на третьем месте Metridia pacifica и на последнем месте суммарно другие копеподы — Pseudocalanus elongatus, Oithona similis, Scolecithrix minor, Microcalanus pygmaeus. В пище Metridia pacifica занимала не третье, а первое место по количеству, а Calanus tonsus — второе. C. cristatus в пище отсутствовал совсем. Весною в планктоне примерно одинаковое место занимали Oithona similis и Calanus tonsus, затем Mitridia pacifica, C. cristatus, C. finmarchicus и Eucalanus bungii. В пище примерно половину по количеству экземпляров занимал Calanus tonsus, а затем Metridia pacifica, Pseudocalanus elongatus и на последнем месте суммарно — Eucalanus bungii, Microcalanus pygmaeus, Pseudocalanus elongatus, Oithona similis. Повидимому, у эуфаузид имеется излюбленный набор копепод (преимущественно светящихся), на составе которого сезонные изменения отражаются не очень заметно. Calanus cristatus эуфаузиды не употребляют в пищу, Eucalanus bungii и Pareuchaeta japonica — чрезвычайно редко. Видимо, это объясняется тем, что копеподы эти имеют крупные размеры. Но и наиболее мелкие раки, как Oithona similis, Microcalanus pygmaeus, также встречаются в пище чрезвычайно редко.

По фитопланктону сопоставление показывает, что наиболее часто встречающиеся в пище формы являются большей частью и массовыми формами. Видимо, в таких случаях эуфаузиды выступают как фильтраторы.

Несомненно, что эуфаузиды являются эврифагами. С этой точки зрения они чрезвычайно хорошо приспособлены к жизни в море. Они могут быть фильтраторами, наряду с детритом питаясь яйцами других планктеров, взвешенными в воде инфузориями, фораминиферами и др. Они могут питаться и довольно крупными копеподами, ойкоплеврами, личинками амфипод, лимацинами. Весною бо́льшая часть из них (кроме Th. longipes) в период «цветения» моря частично переходит на фитопланктон и только Th. raschii, имеющая сравнительно с другими наиболее ограниченный диапазон пищевого спектра, зимой, видимо, сильно снижает свою численность, как и все неритические формы (почему пока нельзя ничего сказать о ее зимнем питании); в период «цветения» преимущественно питается фитопланктоном.

## РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЭУФАУЗИД В МОРЕ И ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ИХ РЫБАМИ

Литература, посвященная питанию рыб в Японском море, насчитывает всего несколько названий. М. С. Кун (1949), исследовавшая питание сельди (Clupea pallasi C.—V.), указала, что в желудках 200 сельдей из залива Петра Великого в преобладающем количестве содержались эуфаузиды. Далее автор отмечает, что Th. inermis является одним из основных компонентов пищи сельдей в северной части Татарского пролива. По весу Th. inermis и Th. raschii занимают 82% общего веса пищи, т. е. первое место. В преднерестовый период, в мае, основную пищу сельди составляют эуфаузиды (от 88,8 до 96,3% веса всего содержимого желудка). В июне сельдь откармливается исключительно на эуфаузидах. В июле в течение нескольких лет питание эуфаузидами сокращалось, затем снова эуфаузиды играли главенствующую роль. М. С. Кун приводит частные индексы наполнения желудков эуфаузидами: для сельди они составляют 90‰, для горбуши — 52‰, для скумбрии — 44,8‰. Автор указывает, что терпуг также частично питается эуфаузидами.

По питанию скумбрии в Японском море имеются данные того же автора (Кун, 1951). Анализ 450 желудков скумбрии приводит автора к выводу, что эуфаузиды являются одним из основных компонентов питания скумбрии с июня по сентябрь.

В пище минтая, по данным Л. В. Микулич (1949), эуфаузиды занимают второе место. Частный индекс наполнения желудков составляет 21,9‰. В заливе Мордвинова частота встречаемости эуфаузид в желудках минтая составляет 87,2%, индекс наполнения — 64,4. По данным Н. Ф. Пушкаревой (1951), горбуша в Татарском проливе (бухта Датта) частично питается эуфаузидами, и в первой декаде июля им принадлежит даже довольно значительная роль в питании. Нам приходилось видеть желудки горбуш, пойманных в августе у западного побережья Южного Сахалина, плотно набитые эуфаузидами.

В пище трески, по сообщению К. Т. Гордеевой (1952), эуфаузиды совсем не встречаются, что значительно отличает питание дальневосточной трески от атлантической.

Схемы распределения эуфаузид интересны в первую очередь для нужд рыбной промышленности, так как эуфаузиды являются одним из важнейших элементов промыслового прогноза и поиска рыбы. В таком случае нужно знать, все ли эуфаузиды употребляются рыбами в пищу. В нашем распоряжении имелось очень незначительное количество проб эуфаузид из желудков скумбрии, сельди и горбуши из Татарского пролива, полученных благодаря любезности М. С. Кун и В. Т. Богаевского. Анализ этих проб показал, что сельдь, скумбрия и горбуша заглатывают почти исключительно годовалых эуфаузид длиною в 17—25 мм (E. pacifica, Th. raschii) и до 27 мм (Th. inermis). Ни разу не удавалось нам встретить хотя бы один экземпляр Th. longipes. Данные М. С. Кун и Л. В. Микулич также говорят о том, что Th. longipes не употребляется рыбами. Надо отметить, что в зарубежной литературе не встречается указаний, что какой-либо вид эуфаузид, встречающийся наряду с поедаемыми, не используется рыбами. Можно предположить, что поскольку Th. longipes редко поднимается даже до 25 м в ночное время и населяет в основном зону 100—500 м, он просто трудно доступен для большей части планктоноядных рыб, питающихся в других слоях воды. Полное же отсутствие его в пище может быть объяснено малым количеством материала (в одних случаях) или слишком беглым просмотром его. Отсутствие в работах М. С. Кун и Л. В. Микулич, а также других исследователей упоминаний о E. pacifica объясняется, повидимому, большим внешним сходством этого вида с Th. raschii. В наших предыдущих работах по зоопланктону Японского моря E. pacifica также не выделялась.

До получения исчерпывающих данных об использовании Th. longipes приходится считать этот вид для планктоноядных рыб некормным.

Эуфаузиды обычно являются примером планктеров с хорошей суточной вертикальной миграцией. Но полученные данные говорят о том, что не все эуфаузиды полностью поднимаются ночью в поверхностные слои воды и не все уходят вглубь днем. Вычислив для 20 станций количество эуфаузид в различных слоях воды, получаем данные, представленные в табл. 4, которая показывает, что значительный процент (для утра даже наибольший) задерживается и в темное время суток в слоях глубже 500 м. Это исключительно двухгодовалые эуфаузиды.

Другие виды (и годовалые Th. longipes) показывают хорошую вертикальную миграцию. В отличие от таблицы, данной Б. П. Мантейфелем (1941) по вертикальному изменению в распределении эуфаузид в Баренцевом море, где в слое 0—50 м ни днем, ни утром эуфаузиды не оставались, в Японском море и днем и утром некоторая часть их (преимущественно младшие возрасты) задерживается недалеко от поверхности. Наша таблица, составленная по весеннему материалу, показывает еще бо́льшую нечеткость вертикальных миграций эуфаузид. Здесь имеет место аномалия, заключающаяся в том, что утром и днем в поверхностных слоях задерживается наибольший процент рачков. Объясняется это тем, что работы производились в период нереста Th. inermis, который происходит всегда в поверхностных слоях воды. Действительно, задержавшиеся

у поверхности рачки были почти исключительно нерестующими Th. inermis. Дневной свет не заставлял их уходить вглубь. Это явление нам приходилось видеть и в Баренцовом море в июне, когда масса эуфаузид находилась и у поверхностной пленки воды. Факт этот описан Б. П. Мантейфелем и Ю. Ю. Марти (1939).

Таблица 4

**Суточные вертикальные изменения в распределении эуфаузид (в %, по данным всех станций)**

| Горизонт в мм | Утро | День | Вечер | Ночь |
|---|---|---|---|---|
| | Колич. эуфаузид в % | | | |
| | Январь | | | |
| 0—50 | 21 | 6 | 22 | 64 |
| 50—100 | 35 | 75 | 38 | — |
| 100—500 | 7 | 19 | — | — |
| 500—1000 | 37 | Нет данных | 30 | 36 |
| Всего . . . | 100 | 100 | 100 | 100 |
| | Май | | | |
| 0—50 | 76 | 68 | 97 | 59 |
| 50—100 | 8 | — | 3 | 37 |
| 100—500 | 16 | 32 | — | 16 |
| Всего . . . | 100 | 100 | 100 | 100 |

Полученные данные говорят о том, что суточные вертикальные миграции эуфаузид в Японском море (а может быть, и в других дальневосточных морях) нечетки и во многих случаях, особенно весною, схемы их количественного распределения не нуждаются в особых поправках.

Наши данные противоречат данным В. Г. Богорова (1940) о том, что крупные рачки в декабре — январе поднимаются в поверхностные слои. Вероятно, здесь имеет значение разница сезонного освещения Японского моря и Баренцова моря, где зимой наступает полярная ночь.

Переходим к схемам распределения эуфаузид.

### 1. Зима (январь — февраль)

Верхний слой (от 0 до 50 м) характеризуется довольно высокой биомассой эуфаузид (рис. 3). Зона с наибольшей биомассой их вытянута в виде длинного языка от Татарского пролива на юг (для центра моря данные отсутствуют). Зона наименьшей биомассы отмечена вдоль материкового побережья. Здесь, несомненно, играло роль прохождение холодного течения с севера, из Татарского пролива, и намерзание ледового покрова, что́ эуфаузиды, как организмы относительно теплолюбивые, переносят плохо. Действительно, зона наибольшей биомассы увеличивается в южной части района. Вообще зона богатой биомассы эуфаузид хотя и грубо, но намечает районы влияния Цусимского течения. Зона наименьшей биомассы, подходя с юга в виде языка, может свидетельствовать об имевшем здесь место выедании эуфаузид сардиной или скумбрией.

В слое 50—100 м (рис. 4) зона наибольшей биомассы оказывается разбитой на ряд отдельных, более мелких областей — в центре, в южной части и ближе к Японским о-вам. Между этими зонами видим зоны наименьшей биомассы эуфаузид: одна направлена вдоль материкового побережья, другая выходит в Японское море из пролива Лаперуза в районе Крильонского течения, третья находится вблизи Японских о-вов,

остальные — в южных и центральных частях моря в виде пятен различной величины. Можно предположить, что эти пятна, а также зона вблизи Японских о-вов и в проливе Лаперуза появились в результате выедания рачков рыбами. По данным А. Г. Кагановского (1951), скумбрия зимует в районах вблизи Цусимского пролива. Возможно, этим объясняется существование зоны наименьшей биомассы эуфаузид, идущей в виде языка с юга и прослеживающейся в виде пятен и в более глубоких слоях.

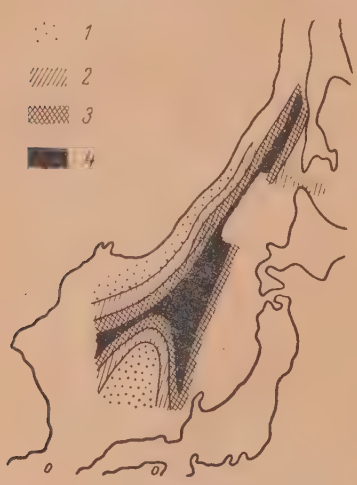


Рис. 3. Распределение биомассы эуфаузид в мг/м³ в слое 0—50 м в январе — феврале

*1* — до 500 мг/м³, *2* — 500 — 1000 мг/м³, *3* — 1000—3000 мг/м³, *4* — более 3000 мг/м³

Рис. 4. Распределение биомассы эуфаузид в мг/м³ в слое 50—100 м в январе — феврале

Обозначения те же, что на рис. 3

Распределение биомассы эуфаузид в слоях 50—100 м и особенно 0—50 м и распределение средней биомассы зоопланктона в январе — феврале в общих чертах совпадают. Это и понятно, так как эуфаузиды оказывают большее влияние на биомассу зоопланктона зимой. Весной на количество биомассы отрицательно влияют усиленное выедание и гибель старших возрастов Th. longipes, которые вместе с E. pacifica являются наиболее многочисленными среди эуфаузид Японского моря.

В слое 100—500 м схема становится очень однообразной, с преобладанием средней биомассы эуфаузид. Почти по всей акватории встречается биомасса от 1 до 3 г/м³. Объясняется это тем, что здесь преобладают Th. longipes, рыбами, по имеющимся данным, не используемые.

Действительно, Th. longipes по своему строению лучше приспособлены к жизни на глубине, чем другие виды. Глаз Th. longipes дифференцирован на два отдела, различные в морфологическом и физиологическом отношении (Догель, 1940). Верхняя часть глаза («фронтальный глаз») отличается от нижней тем, что в ней омматидии длиннее и крупнее. Эта разница в длине омматидиев и создает то, что верхний отдел сильно выдается над общей поверхностью глаза. Исследователи двураздельных глаз (Zimmer, 1898) считают, что такой глаз специально приспособлен для видения при слабом освещении. Действительно, Th. longipes — единственная эуфаузида Японского моря, имеющая подобные глаза,— является видом батипелагическим и доходит до наибольших глубин (свыше 1000 м). При большей глубине надобность в глазах в значительной мере отпадает, что и наблюдается у глубоководных Benteuphausia amblyops, Thysanopoda cornuta, у которых глаза очень малы (у первой, очевидно, и не служат органом зрения).

Некоторым доказательством высказанного предположения может слу-

жить тот факт, что Th. inermis, имеющая в Атлантике сложные двураздельные глаза, доходит там до бо́льших глубин, чем в Японском море, где она имеет обычные глаза.

В слое 500—1000 м (рис. 5) присутствует исключительно Th. longipes. Общее количество эуфаузид здесь значительно уменьшено сравнительно с верхними слоями, так как слой 500—1000 м для эуфаузид в Японском море является предельным, а батипелагические эуфаузиды здесь отсутствуют, как и весь батипелагический планктон. На этих глубинах преобладают Th. longipes старших возрастов — наиболее крупные. Естественно, что количество этих рачков, уцелевших от выедания в период нереста, значительно меньше, чем количество рачков, еще не доживших до года, так как рыбы, как было сказано выше, преимущественно употребляют рачков до 25—27 мм. В литературе не встречается указаний о потреблении рыбами эуфаузид длиною около 30 мм и более. Рачки, дожившие до предельной своей длины, видимо, вскоре после нереста погибают.

Рис. 5. Распределение биомассы эуфаузид в мг/м³ в слое 100—500 м в январе — феврале

Обозначения те же, что на рис. 3

Если рассматривать схему циркуляции водных масс Японского моря, составленную А. К. Леоновым (1948), то можно заметить, что зона наименьшей биомассы эуфаузид в слое 0—50 и 50—100 м, идущая вдоль материкового побережья, соответствует району холодного течения из Татарского пролива; это отмечается и в районе холодного Крильонского течения. Пятна максимальной биомассы эуфаузид в южной части моря соответствуют зоне трансформации водных масс Цусимского и Северо-Японского течений. Видимо, наибольшая биомасса эуфаузид отмечается в районах, находящихся под воздействием теплых вод, или зоне трансформации их. Это понятно, так как по своей природе эуфаузиды являются преимущественно бореальными и в меньшей степени — арктобореальными организмами.

## 2. Весна

Имеются данные только по южной половине Татарского пролива. В слое 0—50 м (рис. 6) зона максимальной биомассы эуфаузид, если следовать соображениям, приведенным выше, должна бы идти на некотором расстоянии вдоль сахалинского берега. Действительно, она так и начинается, но довольно далеко к северу от г. Холмска. Два пятна наибольшей биомассы отмечены у о-ва Монерон (являющегося одним из мест сельдяного промысла) и у мыса Золотого (материк). Вдоль побережья Сахалина идет довольно широкая зона наименьшей биомассы. Такая же зона отмечалась и на некотором расстоянии от побережья материка. Несомненно, здесь значительную роль сыграл подход сахалинской сельди, который ежегодно происходит в этих районах в период несколько ранее периода наших работ. В слое 50—100 м (рис. 7) зона наибольшей биомассы, идущая вдоль Сахалина, несколько увеличивается и спускается южнее, а зона у о-ва Монерон пропадает совсем. Зона наименьшей биомассы очень велика у входа в Татарский пролив, затем по направлению к северу резко сужается. Имеются также две зоны наименьшей биомассы эуфаузид — у материкового побережья (от мыса Золотого к северу) и вдоль Сахалина. Эти две зоны, несомненно, также появились

в результате выедания эуфаузид сельдью. Центральная зона минимальной биомассы, видимо, более связана с холодными течениями.

Сходство схем распределения биомассы эуфаузид и максимальной биомассы зоопланктона (по нашим данным, для мая 1951 г.) невелико.

Рис. 6. Распределение биомассы эуфаузид в мг/м³ в Татарском проливе в слое 0—50 м в мае

Обозначения те же, что на рис. 3

Рис. 7. Распределение биомассы эуфаузид в мг/м³ в Татарском проливе в слое 50—100 м в мае

Обозначения те же, что на рис. 3

Объясняется это, вероятно, тем, что, во-первых, значительное количество взрослых (двухгодовалых) эуфаузид вымирает после нереста, во-вторых, появляющаяся молодь из-за своего незначительного веса еще не играет существенной роли в биомассе зоопланктона.

Сравнивая данные для Татарского пролива, полученные в январе — феврале и в мае, видим, что биомасса эуфаузид в мае значительно уменьшается. Несомненно, здесь — влияние выедания эуфаузид жирующей сельдью.

Вопрос о выедании зоопланктона рыбами является одним из наиболее сложных в современной планктологии. Специально вопросам выедания планктона рыбами посвящены две работы А. П. Кусморской (1946, 1948); обе сделаны на япономорском материале и касаются копепод. Ввиду полной неразработанности этого вопроса для эуфаузид и отсутствия более подробных, чем вышеуказанные, сведений о выедании их рыбами приходится затрагивать его лишь в малой мере.

А. Г. Кагановский (1951) дает карту северных миграций япономорской скумбрии. На карте можно видеть, что кормовые и нерестовые миграции ее из Цусимского пролива, где скумбрия зимует, совершаются вдоль побережья, с одной стороны, Кореи, а затем вдоль Советского Приморья, с другой — вдоль Японских о-вов и Южного Сахалина. Это необходимо учитывать при составлении промысловых карт, так как скумбрия при своих миграциях основательно выедает планктон, в том числе эуфаузид. Но еще больше влияет на распределение эуфаузид сельдь, жирующая у берегов Сахалина. В. Т. Богаевский (1951) указывает, что сельдь жирует у о-ва Монерон в апреле — мае. Если сопоставить его карты с нашими данными по распределению эуфаузид в мае, то в слое 50—100 м заметно значительное обеднение эуфаузидами побережья Сахалина и района о-ва Монерон. И. А. Пискунов (1952) дает карту скопления нерестовой сельди у Сахалина и указывает, что в преднерестовый период сельдь интенсивно питается. Сравнивая его карту и наши данные по распределению эуфаузид по видам, можно заметить, что распределение Th. inermis наиболее схоже с распределением скоплений

преднерестовой сельди. Повидимому, разрыв между скоплением эуфаузид у мыса Слепиковского (Сахалин) и у о-ва Монерон объясняется выеданием их преднерестовой сельдью.

Распределение Th. longipes и E. pacifica обратно пропорционально распределению сельди (Пискунов). Действительно, в пище сельди в весенний период преобладает Th. inermis. Распределение Th. raschii соответствует распределению сельди, но Th. raschii присутствует в море в мае еще в небольшом количестве, являясь неритическим видом, расцвет которого, очевидно, наступает летом; и действительно, в пище сельди он преимущественно встречается летом.

## ВЫВОДЫ

1. Настоящая работа написана на основании изучения 580 проб эуфаузид, собранных в январе, феврале, апреле, мае и июне во время экспедиции судна «Витязь» в Японском море.

2. Всего нами в Японском море обнаружено четыре вида эуфаузид: Thysanoessa longipes, Th. inermis, Th. raschii, Euphausia pacifica.

3. Эуфаузиды питаются одинаково интенсивно зимой и весной. Основная масса их питается в слое 0—50 и 50—100 м. Глубже 500 м питание почти прекращается. Наиболее интенсивно эуфаузиды питаются ночью и вечером. Фитопланктон не играет основной роли в питании исследованных видов, кроме Th. raschii, а Th. longipes не употребляет его в пищу. Только копеподы присутствуют в пище в оба сезона, остальные компоненты меняются. Зимою добавляются тинтинноиды, глобигерины (помимо детрита), весною — фитопланктон и ойкоплевры. По широте диапазона пищевого спектра на первом месте стоит Th. inermis, затем Th. longipes, E. pacifica и Th. raschii. Обнаружено нахождение частей глаз эуфаузид в желудках трех видов.

4. Биомасса эуфаузид в южной половине моря больше, чем в северной, и весною больше, чем зимой, видимо, в результате выедания их жирующей сельдью. Более значительна биомасса их в районе воздействия теплого течения.

Наряду с копеподами, эуфаузиды являются важнейшими компонентами питания большей части планктоноядных рыб Японского моря.

### Литература


Богаевский В. Т., 1951. Жирующая сельдь прибрежных вод юго-западного Сахалина, Изв. ТИНРО, т. XXXIV.

Болдовский Г. В., 1941. Пища и питание сельдей Баренцова моря, Тр. ПИНРО, вып. 7.

Кун М. С., 1949. Питание тихоокеанской сельди в северной части Татарского пролива, Изв. ТИНРО, т. XXIX.— 1951. Питание скумбрии в Японском море по данным 1948—49 гг., там же, т. XXXIV.

Кусморская А. П., 1946. Выедание планктона и значение его при учете биомассы, ДАН СССР, т. III, № 7.— 1948. Влияние сардины на распределение биомассы планктона в Японском море, там же, т. X, № 6.

Мантейфель Б. П., 1938. Краткая характеристика основных закономерностей в изменениях планктона Баренцова моря, Тр. ПИНРО, вып. 1.— 1941. Планктон и сельдь в Баренцовом море, там же, вып. 7.

Пономарева Л. А., 1954. Значение Euphausiacea в питании планктоноядных рыб и китов, Тр. Ин-та океанол. АН СССР, т. 8.

Пушкарева Н. Ф., 1951. Питание горбуши в конце морского этапа миграционного пути, Изв. ТИНРО, т. XXXV.

Barklay E. 1940. Nahrung und Filterapparat des Walkrebses Euphausia superba Dana, Zschr. f. Fischerei und deren Hilfswiss., Bd. 1.

Einarsson H., 1954. Euphausiacea. I. Northern atlantic species, Dana-report, No. 27

Lebour M., 1924. The Euphausiidae in the neighbourhood of Plymouth and their importance as herring food, J. Mar. Biol. Ass., vol. XIII, No. 2.— 1926, The Euphausiidae in the neighbourhood of Plymouth. III. Thysanoessa inermis, Там же

Macdonald R., 1927. Food and habits of Meganyctiphanes norvegica, J. Mar. Biol. Ass., v. XIV, No. 3.— 1928. The life history of the Th. raschii, там же.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIV 1955 ВЫП. 1

# РОЛЬ АРГАСОВЫХ КЛЕЩЕЙ В ПЕРЕДАЧЕ БРУЦЕЛЛ

В. Н. ЗИЛЬФЯН и Е. Л. АНАНЯН

Армянская противочумная станция (руководитель работы — проф. А. Б. Алексанян, начальник — канд. мед. наук С. А. Мкртчян)

Как известно, восприимчивость некоторых видов животных к бруцеллезной инфекции очень велика. В последнее время в советской литературе стали появляться работы, указывающие на роль и значение клещей в переносе бруцеллеза; однако этому важному вопросу в эпизоото-эпидемиологической практике уделяется очень мало внимания.

Учение акад. Е. Н. Павловского о природной очаговости бруцеллеза уже получило свое подтверждение со стороны ряда советских авторов (Галузо, 1945; Самсонов, 1940 и др.). П. Ф. Самсонову в 1940 г. удалось обнаружить бруцелл в организме клещей Boophilus calcaratus, собранных с больных бруцеллезом животных (крупный рогатый скот). По данным этого автора, клещи Boophilus calcaratus, Hyalomma asiaticum, Ornithodorus lahorensis, Rhipicephalus также переносят бруцеллезную инфекцию. И. Г. Галузо, К. С. Балдициной и Е. И. Кайтмазовой в 1944 г. в лабораторных условиях удалось выделить бруцелл из организма клещей Dermacentor marginatus, вскормленных на морских свинках, больных бруцеллезом. Эти авторы выделили бруцелл из организма клещей Dermacentor marginatus и Hyalomma punctata, собранных в природе. Наблюдения показали, что в организме клещей D. marginatus Br. melitensis сохраняются в течение нескольких месяцев. На основании своих опытов авторы приходят к выводу, что спонтанно зараженные бруцеллезом D. marginatus и H. punctata могут служить переносчиками инфекции.

В течение ряда лет нами многократно был обследован один из районов республики, где спустя год после ликвидации бруцеллезной инфекции у мелкого рогатого скота инфекция эта снова стала выявляться среди животных. Диагноз бруцеллеза был подтвержден клинически и лабораторно. Следует отметить, что, по данным местных работников, в течение года животные этого хозяйства не имели контакта с больными животными других хозяйств.

Для выявления причины повторного возникновения бруцеллезной инфекции мы прибегли к подробному эпизоото-эпидемиологическому обследованию, результаты которого выдвинули перед нами необходимость изучения клещей, обнаруживаемых в хлевах пораженного бруцеллезом скота.

Собранные нами клещи (1230 экз.) принадлежали к виду O. lahorensis. Клещ O. lahorensis Neum. широко распространен в Армении; он встречается в среднем течении р. Аракса, в Араратской долине, а также в Горисском, Кафанском, Мегринском, Шамшадинском, Иджеванском, Ноемберянском, Вединском и Талинском районах. Область распространения этих клещей достигает высоты 1676 м над ур. м., где они являются постоянными обитателями хлевов и жилых построек. O. lahorensis во взрослой стадии в наших южных условиях ведут такой же образ жизни,

как и другие аргазиды. Молодые стадии ведут иной образ жизни; личинка клеща, напившись, не отпадает. Весь жизненный цикл заканчивается в течение одного года. Стадия развития личинки до нимфы (III стадия) происходит зимой, линька на имаго — весной. Хозяевами клещей являются мелкий и крупный рогатый скот, а также некоторые домашние животные — лошади, верблюды и собаки. Клещ этот паразитирует и на грызунах, находящихся в хлевах.

O. lahorensis появляется на домашних животных в большом количестве преимущественно зимой — в декабре, январе, феврале, иногда и в марте, когда скот находится в помещениях; в лабораторных условиях клещ легко размножается и легко присасывается к животным в любое время года. Как показали наши наблюдения, эти клещи нападают на человека, и на месте укуса на коже остается след в виде синяка.

После заражения шести морских свинок эмульсией, приготовленной из органов клещей O. lahorensis (1160 экз.), собранных в изоляторе больных бруцеллезом овец и коз, из лимфатических узлов больной морской свинки с положительной реакцией Райта (1 : 320) нам удалось выделить культуру бруцеллеза.

Выделенная культура дала пышный рост в аэробных условиях без участия $CO_2$. В процессе роста микроба выделялось ничтожное количество $H_2S$ в виде 2-миллиметрового потемнения свободного края свинцовой бумажки. На полужидком печеночном агаре культура давала хороший рост при добавлении красок — тионина, фуксина и пиронина.

Таким образом, по микробиологическим и эпидемиологическим данным был определен тип выделенной культуры — Br. melitensis. Заслуживает внимания и серологическая характеристика микроба. Поставленная нами с этой целью реакция агглютинации с выделенной культурой и с сывороткой бруцеллезного больного оказалась положительной в разведении 1 : 320 + + + и 1 : 640 + . Агглютинационная реакция была поставлена также с сывороткой крови морской свинки, положительно реагировавшей на бруцеллез, и с выделенной от свинки культурой.

Изучение минимальной инфицирующей дозы выделенной культуры на морских свинках, зараженных эмульсией, содержащей 1, 10, 100, 1000, 10 000 и 1 млн. микробных тел, убедило нас в том, что мы имели дело с вирулентным штаммом.

Исследование крови морской свинки, зараженной 1 млн. микробных тел, показало на 10-й день после ее заражения положительную реакцию Райта (1 : 320); на 12-й же день у этой свинки наступил аборт. У свинки, получившей 100 микробных тел, повысилась температура тела, а на 21-й день после заражения она абортировала (три плода, из них один мертвый, другой с явлениями паралича задних конечностей, третий — недоразвитый, вследствие чего пал на 3-и сутки).

Данные эти, несомненно, говорят о том, что в организме клещей O. lahorensis Br. melitensis сохраняют вирулентность; в нашем случае минимальная инфицирующая доза была равна 100 микробным телам.

Поведение зараженных животных указывало на их болезненное состояние; наблюдались вялость, сильное похудание, даже истощение, выпадение шерсти, повышение температуры тела неопределенного характера, явления аборта у беременных самок, орхит у самцов, положительная реакция Райта и положительная внутрикожная аллергическая проба.

Исходя из наших данных, мы пришли к заключению, что имели дело с зараженными в естественных условиях бруцеллезом клещами O. lahorensis и что заражение клещей имело место при сосании крови больных бруцеллезом животных. Располагая этими, впервые в Армении полученными данными, мы задались целью также выяснить вопрос о возможности передачи инфекции зараженными клещами при сосании крови здоровых свинок. Для выяснения этого нами была поставлена следующая серия опытов.

Трем морским свинкам подкожно был введен 1 млн. микробных тел Br. melitensis. Через 10—13 дней после заражения морских свинок на них были посажены 97 экз. взрослых неинфицированных клещей O. lahorensis. Клещи эти в голодном состоянии свободно питались кровью больных бруцеллезом свинок в течение 20—40 мин. и лишь после этого отпадали. Через несколько дней после этого 92 зараженных клеща были посажены на пять здоровых морских свинок: на одну свинку — пять клещей, на вторую — 10, на третью — 20, на четвертую — 24 и на пятую — 33 клеща. Клещи неохотно питались кровью здоровых морских свинок.

Далее, из этих искусственно зараженных клещей (92 экз.) была приготовлена эмульсия в физиологическом растворе и подкожно введена морским свинкам; у них постепенно развились явления исхудания и орхита; реакция Райта у них оказалась положительной в разведениях 1 : 80 и 1 : 320.

Из пяти морских свинок, зараженных через посредство укусов инфицированных клещей, бруцеллезом заболели две (третья и пятая). У пятой свинки, на которую были посажены 33 клеща, на 18-й день после заражения был зарегистрирован аборт, а на 30-й день была получена положительная реакция Райта в разведениях 1 : 160 + + + и 1 : 320 + +. Аллергическая внутрикожная проба также дала положительный результат. У третьей свинки наблюдались явления исхудания и орхита; через 30 дней после заражения реакция Райта дала положительный результат в разведении 1 : 40 и 1 : 80. У трех остальных свинок (первая, вторая, четвертая) никаких болезненных явлений выявить не удалось; результаты аллергической и серологической реакций также оказались отрицательными.

Судя по результатам поставленных нами опытов, можно считать установленным, что клещи O. lahorensis в лабораторных условиях в процессе сосания могут не только заражаться бруцеллезом, но и передавать эту инфекцию здоровым свинкам. Не вызывает сомнения, что клещи O. lahorensis питались кровью сельскохозяйственных животных, но не исключено, что они одновременно питались и кровью грызунов, с которыми находились в тесном контакте в хлевах и закрытых помещениях. Поэтому можно предположить, что эти клещи в природных условиях способны не только сохранять в своем организме бруцеллезную инфекцию, но и переносить ее из одного места в другое.

Результаты наших опытов и данные других авторов, убеждающие нас в возможности переноса и сохранения в природе бруцеллезной инфекции в организме разных видов клещей, говорят о природной очаговости инфекции, о циркуляции вируса в естественных условиях; одновременно эти данные диктуют нам пути профилактики бруцеллеза.

Местные жители обследованного нами района, на основании личных наблюдений в процессе организации и осуществления мероприятий по ликвидации бруцеллеза в пораженном хозяйстве, также указывают на роль клещей в переносе этой инфекции.

В пораженном бруцеллезом хозяйстве нами были выявлены случаи заболевания этой инфекцией и среди людей, ухаживающих за бруцеллезными животными. В анамнезе больных имеются данные, говорящие об укусах клещей.

При проведении комплексных и планомерных профилактических мероприятий, направленных против бруцеллеза, должно быть обращено внимание на меры по уничтожению клещей, как переносчиков, а возможно, и хранителей бруцеллеза в природе.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIV 1955 ВЫП. 1

# ПРИСПОСОБЛЯЕМОСТЬ МЕСТНЫХ ВИДОВ НАСЕКОМЫХ К ИНТРОДУЦИРУЕМЫМ СУБТРОПИЧЕСКИМ РАСТЕНИЯМ В УСЛОВИЯХ ВЛАЖНЫХ СУБТРОПИКОВ ЧЕРНОМОРСКОГО ПОБЕРЕЖЬЯ

Е. С. МИЛЯНОВСКИЙ

Сухумская зональная опытная станция

Среди разнообразных насекомых, населяющих субтропическую зону Черноморского побережья, имеется ряд видов, приспособившихся или приспособляющихся к новым интродуцируемым субтропическим культурам, причем некоторые из них становятся серьезными вредителями ряда растений. Необходимо отметить, что значительная часть видов, переходящих с дикорастущих растений на культивируемые, обитает на них спорадически, в основном развиваясь на растущих здесь же представителях местной флоры, в то время как другие виды настолько приспособились к новым растениям (часто относящимся к самым различным семействам), что предпочитают их растительности, на которой эти насекомые обычно развиваются. Некоторые виды приспосабливаются к новым культурам в первый же год, другие «привыкают» к ним постепенно.

Бо́льшая часть мигрирующих на ввозимую субтропическую флору насекомых относится к семейству чешуекрылых, реже — прямокрылых, полужесткокрылых, тлей и кокцид.

Огромное экономическое значение для субтропических культур имеет импортная фауна кокцид, представители которой были завезены с посадочным материалом из стран, где он добывался. Основная масса кокцид была завезена в дореволюционный период, когда внешний карантин практически отсутствовал. Несомненно, что совместно с кокцидами и тлями могли попасть и другие субтропические представители вредной фауны, хотя они завозились, безусловно, реже. В дальнейшем из завезенных представителей других семейств у нас прижилось очень мало видов: чайная моль, опаловый хрущ, клоп Caenocoris nerii Germ., оранжерейный трипс.

Большинство древесных и кустарниковых субтропических культур, имеющих значение для экономики нашего края, являются вечнозелеными, а представители наиболее пластичной группы из наших грызущих сельскохозяйственных вредителей, именно — чешуекрылые, плохо к ним приспосабливаются. Что же касается травянистых, как однолетних, так и многолетних, растений, то здесь приспособление проходило более интенсивно, и многие местные виды стали существенными вредителями этих культур.

В таблице перечисляются виды, вполне приспособившиеся к новым субтропическим культурам, и виды, которые хотя и обитают на этих растениях, но еще не вполне с ними освоились. Одновременно приводятся основные питающие растения из состава дикой флоры, являющиеся наиболее характерными для того или иного насекомого, а также биология более детально изученных видов и меры борьбы с вредителями, имеющими экономическое значение.

| № п/п | Виды насекомых | Дикорастущие растения, на которых обычно живут насекомые | Субтропические культуры, к которым они приспособились | Кем и где найдено насекомое |
|---|---|---|---|---|
| | **Отряд Lepidoptera** | | | |
| | Семейство Papilionidae | | | |
| 1 | Махаон (Papilio machaon L.) | Зонтичные, особенно фенхель (Feniculus officinalis L.) | Апельсин | В. С. Джаши, плантации Махардзевского р-на |
| | Семейство Nymphalidae | | | |
| 2 | Репейница (Pyrameis cardui L.). | Осот, крапива | Лимонная вербена-липпия (Lippia citriodora L.) | |
| | Семейство Sphingidae | | | |
| 3 | Мертвая голова (Manduca atropos L.) | Дурман (Datura stramonium L.) | Жасмин крупноцветный (Jasminum grandiflorum L.) | |
| | | Белладонна (Atropa belladonna caucasica Utk.) | Пачули, почечный чай (Orthosiphon stamineus Boh.), картофель | Т. В. Тимофеева |
| 4 | Вьюнковый бражник (Herse convolvuli L.)** | Вьюнок (род Convolvulus) | Батат (Ipomea batatas L.) | |
| 5 | Липейчатый бражник (Celerio livornica Esp.) | Подмаренник, молочай, горчак, виноград | Эвкоммия (Eucommia ulmoides Oliv.) | |
| 6 | Олеандровый бражник (Daphnis nerii L.)* | Барвинок (род Vinca) | Олеандр, хина (Nerium, Cinchona) | |
| | Семейство Liparidae | | | |
| 7 | Непарный шелкопряд (Ocneria dispar L.)* | Дуб, граб, яблоня | Лимонный эвкалипт, туя (Eucaliptus citriodora Hook., род Tuja) | |
| 8 | Златогузка (Euproctis chrysorrhoea L.) | Дуб, слива, яблоня | Эвкалипт | М. А. Сихарулидзе, Махарадзевский р-н |
| 9 | Кольчатый шелкопряд (Malacosoma neustria L.) | Дуб, лавровишня, (цветы), плодовые | Эвкалипт | А. М. Сихарулидзе, г. Поти |
| | Семейство Saturniidae | | | |
| 10 | Большая сатурния (Saturnia pyri Schiff.)* | Вишня, слива, алыча, яблоня, ольха, Iuglans regia L., Pterocarya fraxinifolia sp. | Ликвидамбр (Liquidambar stiraciflua L.) | |
| 11 | Малая сатурния (S. pavonia L.) | Граб, ежевика (род Carpinus, Rubus) | Казанлыкская роза и другие виды роз | |
| | Семейство Noctuidae | | | |
| 12 | Щавелевая стрельчатка (Chamaepora rumicis L.)** | Щавель, подорожник | Лимонный эвкалипт, герань (Pelargonium roseum Vild.), пачули (Pogostemon patschuli Pell.) | |

| № п/п | Виды насекомых | Дикорастущие растения, на которых обычно живут насекомые | Субтропические культуры, к которым они приспособились | Кем и где найдено насекомое |
|---|---|---|---|---|
| 13 | Argotis saucia Hb. (Peridroma margaritosa)* | Разнообразные травы (щирица, лебеда), иногда кустарники | Семена, коробочки и листья абельмоша, пачули, табаки | |
| 14 | Озимая совка (Euxoa segetum Schiff.)* | Разные травы. Вредит табакам | Различные субтропические культуры, тунг, эвкалипт (сеянцы), пачули (Pogostemon patschuli Pell.), герань (Pelargonium), почечный чай | |
| 15 | Совка-ипсилон (Rhyacia ypsilon Rott.)* | То же | | |
| 16 | Совка восклицательная (Feltia exclamationis L.) | „ „ | | |
| 17 | Agrotis (Hapalia) praecox L. | Корни псаммофильных растений | Молодые саженцы тунга (род Aleuritis) на песках | |
| 18 | Карадрина (Laphygma exigua Hb.)** | Злаки, щирица, кукуруза, лебеда | Табак, пачули, абельмош (Abelmoschus moschatus L.) | |
| 19 | Hydrilla lepigone Möschl. | Злаки | Початки кукурузы | |
| 20 | Агатовая совка (Bratolomia meticulosa L.)** | Фиалка, щавель | Лимонный эвкалипт, чампак (Michelia champaca L.), герань | |
| 21 | Calocampa exoleta L. | Синяк, капуста | Лимонный эвкалипт | |
| 22 | Шалфейная совка (Chloridea peltigera Schiff.)** | Дурнишник, шалфей, мелисса, паслен черный | Герань, пачули, абельмош, хина, помидоры | |
| 23 | Хлопковая совка (Chloridea obsoleta F.)** | Паслен, перец, шалфей, полынь | Абельмош, герань (вбуравливается в стебли и плоды) | |
| 24 | Melicleptria scutosa Schiff. | Полынь | Герань | |
| 25 | Совка-гамма (Phytometra gamma L.)** | Различные травы, особенно семейств Labiatae и Compositae | Пачули, абельмош, герань, хна (Lawsonia) | |
| | Семейство Geometridae | | | |
| 26 | Лунчатая пяденица (Boarmia selenaria Schiff.)* | Полынь, ольха, роза | Цитрусы, пачули, абельмош, лимонный эвкалипт, эвкалипты, тунг, австралийская акация, крупноцветный жасмин, лептосперм (Leptospermum citratum O.) | |
| 27 | B. gemmaria Brehm. | Дуб, ольха | Эвкалипт, пачули | |
| 28 | B. bistortata Goeze | Дуб, ольха, тополь | Пачули | |
| 29 | Ematurga atomaria var. orientaria Stgr. | Щавель, подорожник | Лимонный эвкалипт | |
| | Семейство Arctiidae | | | |
| 30 | Медведица крапчатая (Spilosoma menthastri Esp.) | Подорожник | Цитрусы, лимонный эвкалипт | |

| № п/п | Виды насекомых | Дикорастущие растения, на которых обычно живут насекомые | Субтропические культуры, к которым они приспособились | Кем и где найдено насекомое |
|---|---|---|---|---|
| | Семейство Tortricidae | | | |
| 31 | Листовертка [Tortrix (Eulia) politana Hb.]** | Сорная растительность, губоцветные и др. | Цитрусы (плоды и листья), герань, эвкалипт, пачули, хина, почечный чай | |
| 32 | Виноградная листовертка (Sparganothis pilleriana Sch.)** | Виноград | Цитрусы, тунг (Aleuritis), чай (Thea sinensis L.) | |
| | Семейство Pyralidae | | | |
| 33 | Кукурузный мотылек (Pyrausta nubilalis Hb.)** | Кукуруза, сорго | Цитрусы (плоды и стебли), стебли тунга, герани, пачули и абельмоша) | |
| 34 | Веерокрыльница (Alucita pentadactyla L.) | Вьюнок | Батат (Ipomea batatas L.) | |
| 35 | Древесница въедливая (Zeuzera pyrina L.)* | Липа, ольха, слива, яблоня | Субтропическая мушмула (Eriobotria japonica L.), цитрусы | |
| | Семейство Chrysomelidae | | | |
| 36 | Тополевый листоед (Melasoma populi L.) | Тополь, осина | Цитрусы | В. С. Джаши, в Аджарии |
| | Семейство Hepialidae | | | |
| 37 | Phassus schamil Chr. | Ежевика, лещина | Виноград | |
| | Семейство Cerambycidae | | | |
| 38 | Усач (Penichroa fasciata Steph.) | Лиственные деревья | Эвкалипт (Eucal. viminalis Labil.) | А. М. Сихарулидзе, Махарадзевский р-н |
| | Семейство Scarabaeidae | | | |
| 39 | Июньский хрущ (Amphimallon solstitialis L.) | Корни кустарников | Тунг | А. М. Сихарулидзе, Махарадзевский р-н |
| 40 | Закавказский мраморный хрущ (Polyphylla olivieri Cast.)** | Корни различных деревьев и кустарников (личинки) | Эвкалипты, цитрусы, тунг | |
| 41 | Майский хрущ (Melolontha pectoralis Germ.) | Листья деревьев (жуки), корни (личинки) | Листья эвкалипта (жук) | А. М. Сихарулидзе, Махарадзевский р-н |
| 42 | Семейство щелкуны (Elateridae)* | Разные растения | Тунг | А. М. Сихарулидзе, Анасаули, питомник тунга; В. С. Джаши, западная Грузия |

| № п/п | Виды насекомых | Дикорастущие растения, на которых обычно живут насекомые | Субтропические культуры, к которым они приспособились | Кем и где найдено насекомое |
|---|---|---|---|---|
| | **Отряд Orthoptera** | | | |
| 43 | Египетская саранча (Anacridium aegyptium L.)** | Ежевика, дербенник, виноград Vitis silvestris Gm.) | Цитрусы, герань, чампак, лимонный эвкалипт, пачули, абельмош, культурный виноград | |
| 44 | Итальянская саранча (Calliptamus italicus L.)* | Ежевика и другие культуры | Тунг | Ш. Патарая, Азербайджан |
| 45 | Кузнечики (Isophya redtenbacheri Adel.) | Травы и кустарники | Тунг | В. В. Беликов, Западная Грузия (был определен как Isophya kalischevskii Adel) |
| 46 | Зеленый кузнечик (Tettigonia viridissima L.)* | Травы и кустарники | Тунг | Ш. Патарая, Азербайджан |
| 47 | Poecilimon Rjabovi Uv. | То же | Тунг, цитрусы, чай | Велтищев и Ш. Патарая |
| 48 | Медведка (Gryllotalpa gryllotalpa L.)** | Подъедает различную, преимущественно травянистую, растительность | Самые разнообразные растения в питомниках и на полях | |
| 49 | Муравьи (Tetramorium и Formica)** | — | Евгенольный базильник (Ocimum gratissimus L.), эвкалипт (Eucal. citriodora Hook.), цитрусы (роды Citrus и Poncirus) | |
| | **Отряд Homoptera** | | | |
| 50 | Цикадка-пенница (Philaenus spumarius L.) | Различные травы, как, например, щавель, осот и т. п. | Эвкалипты, пачули | |
| | **Отряд Hemiptera** | | | |
| 51 | Клоп (Stictopleurus crassicornis L.)* | Сорная растительность | Герань, преимущественно семенные коробочки | |
| 52 | Клоп (Palomena viridissima Poda) | То же | То же | |
| 53 | Клоп (Mesocerus marginatus L.) | „ „ | Лаванда, семенные коробочки (Lavandula vera L.) | |
| | **Подотряд Aphidodea** | | | |
| 54 | Осотовая тля (Macrosiphum sonchi L.)* | Осот | Герань, абельмош | |
| 55 | Оранжерейная тля (Aulacorthum pelargonii Kalt.)** | — | Герань, пачули, абельмош и др. | |
| 56 | Бобовая тля (Aphis fabae Scop.) | Вика, лебеда, крапива | Алоэ (Aloë), мак (Papaver) | Т. В. Тимофеева, Кобулеты |
| | **Подотряд Coccodea** | | | |
| 57 | Подушечница продолговатая (Pulvinaria floccifera Westw.)** | Лавровишня, падуб | Чай, цитрусовые | |
| 58 | Мягкий червец (Coccus hesperidum L.)** | Лавровишня, азалия, падуб | Цитрусовые, чай, японская мушмула, хна | |
| 59 | Aspidiotus britannicus Wewst.* | Лавровишня, падуб | Душистая маслина, цитрусы | |

Надо отметить, что некоторые насекомые обитают на ввозимых растениях, относящихся только к семействам, с которыми они связаны в природных условиях, а другие являются типичными полифагами.

В приведенной таблице даны дикорастущие и культурные растения, на которых обитают местные виды насекомых. Для видов, отмеченных другими исследователями, дана ссылка на автора, материалы которого использованы в данной работе.

Надо отметить, что многие, даже близкие, виды, распространенные в одной зоне и питающиеся одинаковыми кормовыми растениями, совершенно различно реагируют на введение новых культур, несмотря на то, что являются полифагами, обитая на дикорастущей растительности, относящейся к различным семействам. Обычно при начале культивирования нового растения среди различных видов питающихся за его счет насекомых только немногие становятся вредителями, имеющими существенное значение.

Интересно, что некоторые кокциды, видимо, были давно занесены на побережье, широко распространились среди дикой флоры, войдя в состав местной фауны, а с момента внедрения субтропических культур на больших площадях вновь перешли на эти культуры и сделались опаснейшими вредителями. Это особенно относится к Ceroplastes japonicus Green.

В таблице отмечены только насекомые, встречающиеся в местных условиях, ввезенные же виды, даже получившие широкое распространение, ввиду их подробного освещения в соответствующей, весьма обширной, литературе нами не приводятся.

Анализируя список приведенных в таблице насекомых, необходимо отметить, что многие из них вредить субтропическим культурам не будут, а некоторые являются случайными обитателями ввезенных к нам растений. В списке двумя звездочками отмечены те виды, которые являются вредными для нашего хозяйства, одной звездочкой — те, которые могут в дальнейшем при благоприятных для них условиях стать вредными, а виды, которые, с нашей точки зрения, не могут рассматриваться даже как потенциально вредные, не отмечены.

Ниже приводятся биология и значение наиболее существенных для влажных субтропиков вредителей и меры борьбы с ними. Многоядные подгрызающие вредители, питающиеся почти любой растительностью на полях и в питомниках, как медведка и различные виды хрущей и щелкунов, в работе не описываются, так как никакими специфическими особенностями для нашей зоны они не отличаются и достаточно разработанные против этих вредителей мероприятия широко применяются всюду, где они повреждают сельскохозяйственные культуры и лесные насаждения.

Вьюнковый бражник (Herse convolvuli L.). Бабочки дают две генерации, гусеницы живут исключительно на вьюнке. Однако с появлением батата — того же семейства — бабочки начали откладывать на нем яйца в огромном количестве, и нередко плантации батата уничтожались гусеницами полностью. Особенно многочисленной бывает вторая генерация. Зимует куколка. Гусеница поражается рядом паразитов, особенно мухой Sturmia atropivora.

Меры борьбы: опыливание парижской зеленью с известью — пушенкой (1 : 10) или опыливание дустами ДДТ или ГХЦГ.

Линейчатый бражник (Celerio livornica Esp.). Гусеницы обычны на винограде, гречихе, подмареннике. Сильное повреждение молодых растений гуттаперченоса — эвкоммии, на которой не было отмечено гусениц иных видов бабочек, показывает высокую приспособляемость этого вида к чуждой ему флоре.

Непарный шелкопряд (Ocneria dispar L.). Обычно живет на тополе, яблоне, дубе, ольхе, туе. Нахождение гусениц на эвкалиптах, особенно лимонном, интересно тем, что этот вид легко приспособил-

ся к совершенно чуждому ему растению и встречался на нем в значительном количестве. Гусеницы, по нашим наблюдениям, приносились ветром на плантацию из близрасположенной ольховой рощи.

Сатурния (Saturnia pyri Schiff.). Гусеницы обитают на яблоне, груше, сливе, иногда ольхе, ясене, лапине, ликвидамбре. Массовая встречаемость на ликвидамбре показывает пластичность вида. Вместе с тем предполагается, что семейство Hamamelidaceae является предшественником Rosaceae, на которых особенно часто обитает этот вид.

Бурая совка [Agrotis saucia Hb. (Peridroma margaritosa)]. Гусеница этой бабочки чрезвычайно многоядна. Она живет как на разнообразной сорной растительности, так и на культурной, поражая различные части растений. На герани и эвкалиптах бурая совка живет на листьях, у капусты подгрызает корневую шейку, на абельмоше обитает внутри плодовых коробочек, где питается семенами. Массовые размножения этой совки наблюдались в Абхазии изредка, причем гусеницы не сосредоточивались на какой-либо одной культуре, а встречались на самой различной, преимущественно травянистой, растительности.

Биология бурой совки своеобразна. Зимует куколка, реже бабочка или гусеница. В течение лета насекомое развивается в трех, а иногда даже в четырех поколениях. Интересной особенностью этого вида является то, что бабочки выходят из зимующих куколок в теплые дни зимы (январь — февраль) и летают до конца весны. Нам приходилось ловить этих бабочек на свет в январе, при падающем снеге, когда температура воздуха не превышала +2 —3°. Приспособляемость бурой совки к различным температурным условиям, действительно, поразительна и резко отлична от всех других видов совок, особенно подсемейства Agrotinae, от которого она отличается рядом признаков, хотя и отнесена к нему.

Меры борьбы с гусеницами: своевременное опыливание пораженных растений дустами ДДТ или ГХЦГ.

Агатовая совка (Bratolomia meticulosa L.). Биология этой совки очень своеобразна. Бабочка развивается в трех-четырех генерациях, причем гусеницы первых генераций повреждают культурные растения изредка, встречаясь на них лишь отдельными экземплярами. Гусеницы же последнего поколения встречаются в большем количестве и нередко вредят герани, пачули и фиалке: первым в парниках и оранжереях, фиалке — в грунте (с конца ноября до января). В течение всей зимы в теплые дни можно найти гусениц этой многоядной совки на различных растениях. Ранней весной зимовавшие гусеницы окукливаются. Нередко до 10—15% гусениц бывают поражены грибными заболеваниями.

Меры борьбы: опыливание дустами ДДТ и ГХЦГ.

Карадрина (Laphygma exigua Hb.). Карадрина живет на огородных и полевых культурах (кукуруза) и вредит им. Из эфироносов встречается на абельмоше, вредила в 1953 г. пачули, очень редко повреждает герань. В последние годы участились случаи перехода гусениц с сорняков, а затем и откладки бабочками яиц на листья молодых цитрусовых деревьев, и в 1948 г. отдельные питомники страдали от этого вредителя. Массовое размножение, причинившее ущерб сельскому хозяйству, наблюдалось в 1935, 1948 и 1949 годах.

Шалфейная совка (Chloridea peltigera Schiff.). Большой интерес представляет приспособление шалфейной совки к культуре герани. По мере расширения плантаций число кладок яиц увеличивалось на участках, где много лет подряд культивировалась герань, причем окрестные сорняки заражались единично, а все гусеницы были сосредоточены на герани. Заражение кустов гусеницами доходило до 70—80%. На участках, где герань культивировалась с многолетними перерывами, ежегодное поражение было значительно ниже (10—20%). Для шалфейной совки наиболее обычными кормовыми растениями в природных условиях являются дурнишник и виды дикорастущих шалфеев. Нередко она

встречается на огородных культурах, особенно на помидорах. Из других видов эфиромасличных совка обитает на пачули, абельмоше, ладаннике, но всегда встречается единичными экземплярами, в то время как на герани она развивается интенсивно в трех генерациях, предпочитая ее основным кормовым травам. Массовое размножение совки было в Абхазии в 1933, 1935, 1938, 1940, 1941, 1945, 1949 гг.; на герани встречается ежегодно, хотя сильно поражается паразитом Anilasta picticollis Tomis.

Меры борьбы: опрыскивание 0,2%-ным раствором парижской зелени, опыливание парижской зеленью (1 : 8—1 : 10), а также опыливание дустами ДДТ и ГХЦГ из расчета от 40 до 160 кг яда на 1 га в зависимости от величины растений.

Хлопковая совка (Chloridea obsoleta F.). Этот вид чрезвычайно многояден. Чаще всего гусеницы попадаются на сложноцветных. В условиях влажных субтропиков совка живет (особенно ее третья генерация) на герани, встречаясь иногда в массе. Нередка она на абельмоше, попадается на пачули и хне, а гусеницы ее первых двух генераций вредят табакам, кукурузе и огородным культурам. Массовое размножение на герани в сентябре — октябре наблюдалось в 1933, 1935, 1938, 1943 и 1949 гг. В другие годы встречалась довольно редко.

Меры борьбы те же, что и с предыдущим видом.

Лунчатая пяденица (Boarmia selenaria Schiff.). Исключительная полифагия этого вида заслуживает внимания. Гусеница обычно живет на древесных породах и травах (чаще всего из семейства сложноцветных). В Абхазии питается австралийской акацией, тунгом, лептоспермом, эвкалиптами, пачули и другими растениями, содержащими различные эфирные масла, терпены, алкалоиды.

Обычно гусеницы экономического значения не имеют.

Кукурузный мотылек (Pyrausta nubilalis Hb.). При наличии остатков кукурузы на гераниевых полях гусеница вредит этой культуре. Нередко встречаются гусеницы в ветвях и плодах цитрусовых, причем плодам они приносят существенный вред. Повреждают и молодые растения тунга. Таким образом, бабочка, живущая в наших условиях обычно в стеблях кукурузы и сорго, постепенно приспособляется к растениям, химический состав которых совершенно иной и которые содержат специфические вещества.

Листовертки (Eulia politana Hb. и Sparganothis pilleriana Schiff.). Первый вид, который можно смело назвать многоядной листоверткой, обитая обычно на полыни, осоте, щирице и тому подобных сорняках, в то же время поражает массу субтропических культур, поселяясь среди молодых, свернутых паутинкой листьев. Нами он обнаружен на различных эфиромасличных культурах, на тунге, эвкалиптах и цитрусовых. Особенно интересно, что этот вид, питаясь листьями цитрусовых, в то же время нередко селится в созревающих плодах. Гусеница живет непосредственно под кожурой плода, выедая верхние подкожные слои мякоти. В результате этого плоды гниют и опадают. Бабочка дает обычно три генерации. Зимуют куколки. Гусеницу нередко поражают паразиты из семейства Braconidae.

Виноградная листовертка встречается реже предыдущей, но может значительно развиваться и вредить плантациям чая; она также отмечена для тунга и цитрусовых. На винограде попадается изредка. Дает одно поколение. Зимует гусеница.

Меры борьбы: опыливание пораженных растений дустами ДДТ и ГХЦГ (опыливать надо тщательно, так как гусеницы защищены свернутыми листьями); сбор свернутых листьев руками.

Для плодов цитрусовых существенного значения многоядная листовертка не имеет.

Кавказский тонкопряд (Phassus schamil Chr.). Гусеницы в почве. Молодые поселяются на корнях травянистых растений,

взрослые — в корнях орешника, ежевики. В последние годы гусеницы вредят винограду, обитая в его корнях. Генерация обычно однолетняя, но часть гусениц зимует, давая бабочку через год.

Махаон (Papilio machaon L.). Этот вид указан как вредитель цитрусовых В. С. Джаши в опубликованной им работе «Важнейшие вредители цитрусовых саженцев и меры борьбы с ними». Насекомое приведено под удивительным русским названием «апельсиновый листоед» и под латинским — Papilio zelicaon; там же указано, что махаон дает одну генерацию. Автор считает, что это завезенный вредитель цитрусовых, хотя по устному свидетельству директора Грузинской биолаборатории в г. Батуми Е. М. Степанова, по оригинальной фотографии в тексте статьи, а также из описания гусеницы видно, что это обыкновенный махаон. Питающими растениями для этого вида, по В. С. Джаши, являются «растения из рода петрушки и другие овощи». По этому поводу комментарии излишни!

Поразительное определение махаона, на основании которого автор статьи предлагает обратить особое внимание на карантинные мероприятия, показывает, что систематика насекомых у некоторых энтомологов не находит должного применения.

Обитание гусениц махаона на апельсинах интересно, но не является необычайным,— мне неоднократно приходилось находить гусениц этого вида, обычно питающегося зонтичными, на посадках руты (Ruta) и ясенца (Dictamnus), относящихся к тому же семейству рутовых, что и цитрусовые. У нас махаон — довольно редкая бабочка, живущая чаще всего на фенхеле. Развивается в двух генерациях.

Интересно отметить, что многие виды, поселяющиеся на новых для них растениях, при расширении посадочных площадей не развиваются на этих культурах в большом количестве, а встречаются лишь изредка; другие же становятся опасными вредителями, предпочитая новые растения естественным кормовым видам, на которых они обитают в природных условиях.

Ежегодно происходит интродукция разнообразной растительности на Черноморское побережье Абхазии, и постепенно выявляются виды насекомых, приспособляющиеся к ней. Часто приспособление наблюдается в первый год выращивания растений (абельмош, пачули), на некоторых видах насекомые появляются только через несколько лет (лептосперм, жасмин). К тому же не во всех климатических условиях одни и те же виды, обычные в разных зонах, одинаково приспособляются к новым растениям. Например, герань, широко разводимая в районах восточной Грузии, Армении и Средней Азии (Таджикистан), почти не повреждается гусеницами Chloridea peltigera и Ch. obsoleta, в то время как в условиях Абхазии оба вида этого рода почти с первых лет культивирования герани стали для нее основными вредителями.

Экологические факторы имеют несомненное значение для большинства видов; кроме метеорологических причин, могущих влиять на интенсивность приспособления того или иного насекомого к растению, имеют значение и почвенные, так как ряд насекомых приурочен к определенным почвенным стациям (например, известнякам) и при культивировании новых растений в этих условиях на них могут развиваться специфические для данных условий виды.

Паразиты регулируют численность и даже совсем подавляют многие виды, но препятствовать их приспособлению к новой флоре не могут.

В условиях влажных субтропиков число вредителей из местной фауны, вполне освоившихся с новыми, ввезенными из субтропических и тропических стран растениями, еще невелико, но увеличивается ежегодно. Изучение местных видов с целью предотвращения опасных для сельского хозяйства массовых размножений вредителей и успешного внедрения новых культур необходимо.

## Литература


Беликов В. В., 1950. Кузнечики и марокккская кобылка в Западной Грузии, Бюлл. Всесоюз. н.-иссл. ин-та чая и субтропических культур, № 4.

Богданов-Катьков Н. Н., 1933. Вредители и болезни батата.

Вашадзе В. Н., 1949. Муравьи — вредители цитрусовых питомников и борьба с ними, Бюлл. Всесоюз. н.-иссл. ин-та чая и субтропических культур, № 2.

Верговский В. И. и Водолагин В. Д., 1936. Мероприятия по борьбе с вредителями и болезнями эфирномасличных культур.— 1938—1939. Вредители и болезни эфирно-масличных растений и борьба с ними, М.

Георгобиани Т. А., 1936. Эмульсии нефтяных масел в борьбе с вредителями цитрусовых, Сухуми.

Георгобиани Т. А. и Миляновский Е. С., 1941. Применение эмульсии из нефтяных масел в цитрусовом хозяйстве, Бюлл. Всесоюз. н.-иссл. ин-та чайной промышленности и субтропических культур.

Георгобиани Т. А. и Митрофанов П. И., 1949. Главнейшие вредители и болезни цитрусовых культур Абхазской АССР и меры борьбы с ними, Сухуми.

Джаши В. С., 1952. Важнейшие вредители цитрусовых саженцев и меры борьбы с ними, Бюлл. Всесоюз. н.-иссл. ин-та чая и субтропических культур, № 1.

Корольков Д. М., 1934. Важнейшие вредители и меры борьбы с ними, Сухуми. 1947. Вредители декоративных насаждений, Бюлл. Всесоюз. н.-иссл. ин-та чая и субтропических культур, № 1.

Ламперт К., 1913. Атлас бабочек и гусениц.

Миляновский Е. С., 1947. Вредители эфироносов и меры борьбы с ними в условиях влажных субтропиков Черноморского побережья, Тр. Сухумск. зональн. опытн. станции, вып. 1.— 1947а. К фауне чешуекрылых Черноморского побережья Абхазии, Тр. Абхазск. госмузея.— 1953. К фауне чешуекрылых Абхазии, Тр. Зоол. ин-та АН Груз. ССР, т. XI.

Миляновский Е. С. и Митрофанов П. И., 1952. Большой кавказский тонкопряд — новый вредитель виноградной культуры в Абхазии, Энтомол. обозрение, XXXII.

Сихарулидзе А. М., 1948. Материалы по изучению вредной фауны эвкалиптов. Бюлл. Всесоюз. н.-иссл. ин-та чая и субтропических культур, № 3.— 1952. Вредители тунга в Западной Грузии, там же, № 1.— 1952а. К изучению биологии чайной моли и мер борьбы с ней, там же, № 2.

Суфиев В., 1936. Вредители герани, Сов. субтропики, № 12 (отдел иностранного опыта).

Тулашвили Н. М., 1930. Наблюдения над вредителями чайных и цитрусовых растений на Батумском побережье, 1927—28 гг., Изв. отд. защиты растений, № 1, Тбилиси.

Устинов А. А., 1932. Обзор вредителей табака в Абхазии за 1931 г., Сухуми.

Щеголев В. Н., 1929. Совки рода Heliothis как вредители масличных, лекарственных культур и кормовых трав на Северном Кавказе, Ростов-на-Дону.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIV 1955 ВЫП. 1

# ВЛИЯНИЕ ГЕКСАХЛОРАНА И ДДТ НА ЖУКОВ ВОСТОЧНОГО МАЙСКОГО ХРУЩА

В. М. БЕРЕЗИНА

Всесоюзный институт защиты растений

Применение органо-синтетических препаратов ГХЦГ и ДДТ получило за последнее десятилетие широкое распространение в борьбе с вредителями сельского и лесного хозяйства. Но эффективность действия их пока еще не постоянна в связи с зависимостью ее от ряда условий, недоучет которых часто делает непонятным тот или иной результат обработки. Анализу некоторых из этих условий на примере действия ядов на жуков майского хруща мы и посвящаем данную статью.

В 1952 и 1953 гг. при нашем участии были проведены сплошные авиахимические обработки очагов хруща в изолированном, расположенном в степи, лесном массиве (Савальская лесная дача Савальского лесхоза Балашовской области) на площади около 3000 га. В качестве инсектицида в 1952 г. применялся 12%-ный дуст ГХЦГ на гальке, в 1953 г.— 5,5%-ный дуст ДДТ на том же наполнителе. Расход ядов производился по норме 20 кг/га. Период опыливания в 1953 г. занял 16 дней (12—28 мая), с перерывом в 5 дней (15—20 мая), вызванным неблагоприятными метеорологическими условиями, в 1952 г.— 8 дней (17—25 мая), с единичными пропусками по тем же причинам. Начало обработок совпадало с началом массового лета и питания жуков, заканчивались же они перед началом массовой яйцекладки. Опыливание проводилось в 1952 г. с помощью трех, в 1953 г.— четырех самолетов. Лиственные опушки вдоль просек были в те же сроки дополнительно обработаны при помощи тракторного комбинированного опыливателя-опрыскивателя ОКС.

Средняя температура воздуха в период обработок в 1952 г. была 14°, в 1953 г.— 18°.

Результаты мероприятий определялись по проценту смертности жуков и по проценту снижения численности потомства. Последний устанавливался путем сопоставления фактического наличия яиц с тем количеством, которого можно было ожидать, исходя из плотности заселения, полового соотношения и плодовитости материнского поколения (Березина, 1954).

Предварительные опыты 1951 г. показали, что при одной и той же норме расхода дустов ГХЦГ вызывает 100%-ную смертность на 3-и сутки, ДДТ — 94% гибели жуков на 6-е сутки, соответственно чему и были установлены сроки учетов[1].

Более слабое действие на жуков майского хруща ДДТ по сравнению с ГХЦГ подтвердилось и в полевых условиях (табл. 1) и выразилось в более низком проценте смертности жуков и снижения численности потомства и в более высокой плотности заражения яйцами в 1953 г., чем в 1952 г., при обратном соотношении зараженности особями материнских поколений.

К заключению о более слабом действии на жуков восточного и западного майского хруща ДДТ по сравнению с ГХЦГ пришли также Р. Висманн (Wiesmann, 1943), В. Фабер и Ф. Шрайер (Faber u. Schreier, 1952). Однако Р. Клаузен (Clausen, 1948) возражает против такого мнения, считая его следствием постановки опыта с жуками, находящимися в раз-

[1] Сильно парализованные особи относились к категории мертвых.

личных физиологических состояниях. Р. Клаузен характеризует оба яда как равноценные в борьбе с жуками, но вызывающие наступление паралича и гибель в различные сроки: ДДТ — быстрое наступление паралича и медленную смерть, ГХЦГ — замедленное наступление паралича и более быструю, чем от ДДТ, гибель. Следует при этом отметить, что

Таблица 1

**Сравнительные данные по химической обработке очагов майского хруща в 1952 и 1953 гг.**

| Год обработки | Вид химиката | Норма расхода дуста на 1 га | Количество самок летного поколения на 1 м² | Гибель жуков в % | Снижение численности потомства в % | Средн. плотность заражения яйцами на 1 м² |
|---|---|---|---|---|---|---|
| 1952 | 12%-ный дуст ГХЦГ . . . . | 20 | 6,6 | 96 | 89 | 14 |
| 1953 | 5,5%-ный дуст ДДТ . . . . . | 20 | 5,8 | 83 | 76 | 48 |

Р. Клаузен экспериментировал с очень ограниченным количеством жуков, что позволяет отнести упрек, брошенный им Р. Висманну, и к нему самому. Мало убедительными представляются и доказательства Р. Клаузена по поводу безразличного отношения жуков к опыленной ДДТ и не опыленной листве и тем более — предпочтения ими листвы, покрытой дустом ГХЦГ, при одновременном предоставлении на выбор и листвы не опыленной. У Х. Тима (Thiem,1947) имеется прямое указание на то, что опыленных гезаролем деревьев жуки избегают в течение 4—6 дней после обработки. Тем же автором было также констатировано, что из числа опавших с деревьев под действием гезароля самок западного майского хруща многие оправляются, отлетают и откладывают яйца, иногда впрочем — недозрелые, и что при повторном контакте с тем же препаратом выздоровление жуков происходит быстрее, чем после первого отравления. Об отлете жуков с опыленных гезаролем деревьев в места яйцекладки (на поля), независимо от степени зрелости самок, совершенно определенно и доказательно сообщают Ф. Висманн, Р. Гассер и Х. Гроб (Wiesmann, Gasser u. Grob, 1950).

Отразилось отпугивающее действие ГЦГХ и ДДТ и на результатах наших обработок, которые показали (табл. 2) происшедшее под влиянием опыливаний частичное перемещение очагов хруща в сторону, противоположную очередности обработок. Обнаружилось это путем сопоставления процентных соотношений материнских и дочерних поколений в местах различных сроков обработки.

Лесной массив Савальской дачи разделяется на две части широкой (80 м) дорогой, идущей с севера на юг, от которой и начиналось опыливание обеих частей. Летая параллельно дороге, одни самолеты продвигались к западу, другие — к востоку. Таким образом, в первую очередь были обработаны ряды кварталов, соприкасающиеся с дорогой (табл. 2, I), последними — крайние восточные и крайние западные ряды (табл. 2, III). В результате соседние с дорогой кварталы восточной части массива, имевшие максимальную плотность заражения особями материнского поколения, оказались минимально заселенными яйцами, наибольшее же количество их было обнаружено в крайних восточных кварталах, зараженность которых представителями материнского поколения была наименьшей. Аналогичные изменения произошли и в западной части массива, с тою лишь разницей, что в связи с минимальной зараженностью особями

Таблица 2

**Сдвиги очагов майского хруща в Савальском лесничестве под влиянием химических обработок 1952 и 1953 гг.**

| Год обработки и яд | Очередность обработок / Показатели на 1 м² | Западная часть массива | | | Восточная часть массива | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | III | II | I | I | II | III |
| 1952, ГХЦГ | Средн. колич. особей материнского поколения, летавшего в 1952 г. (по учету 1951 г.) | 7,4 | 5,1 | 4,0 | 6,4 | 6,9 | 5,0 |
| | Колич. яиц, которое могло бы быть отложено при отсутствии обработок | 220 | 156 | 120 | 192 | 210 | 150 |
| | То же в % | 45 | 31 | 24 | 35 | 37 | 28 |
| | Средн. колич. яиц, отложенных в 1952 г. | 23,2 | 16,8 | 4,6 | 6,8 | 15,8 | 31,0 |
| | То же в % | 52 | 38 | 10 | 13 | 29 | 58,0 |
| 1953, ДДТ | Средн. колич. особей материнского поколения, летавшего в 1953 г. (по учету 1952 г.) | 7,0 | 6,0 | 4,4 | 2,6 | 5,0 | 3,1 |
| | Колич. яиц, которое могло бы быть отложено при отсутствии обработок | 210 | 180 | 132 | 78 | 150 | 96 |
| | То же в % | 41 | 34 | 25 | 24 | 47 | 29 |
| | Средн. колич. яиц, отложенных в 1953 г. | 103 | 53,3 | 26 | 27,8 | 41 | 58,5 |
| | То же в % | 57 | 29 | 14 | 22 | 32 | 46 |

материнского поколения кварталов, опыленных в первую очередь, и максимальной зараженностью ими же кварталов, опыленных последними, характер размещения хруща сохранился и получил лишь более яркое выражение.

Таким образом, под влиянием химических обработок произошло не только снижение численности, но и изменение в размещении хруща, более сильно выразившееся в результате применения ГХЦГ, чем ДДТ.

Совершенно очевидно, что очередность опыливания могла повлиять на перемещение очагов не только вследствие передвижения самок из обрабатываемых участков в необработанные, но также и в связи с разницей в степени их зрелости, от которой в значительной мере зависит устойчивость к ядам. Это было отмечено, но фактически не обосновано Р. Клаузеном (1948) и достаточно наглядно выявилось при наших исследованиях. Так, дифференцированный по степени зрелости учет состояния самок после обработок показал повышение устойчивости по мере их созревания (табл. 3).

Следовательно, одними из основных условий высокой эффективности мероприятий по ликвидации очагов майского хруща являются: 1) при равных нормах расхода — 20 кг/га — использование 12%-ного дуста ГХЦГ, а не 5,5%-ного дуста ДДТ; 2) своевременность и краткосрочность обработки с максимальным охватом самок до периода их массового созревания и тем более — яйцекладки; 3) обработка всей территории дополнительного питания жуков во избежание перемещения очагов.

Недоучет последнего условия весьма наглядно представлен в работе

Р. Висманна, Р. Гассера и Х. Гроба (1950), излагающих результаты обработки 5%-ным дустом ДДТ по норме расхода 45 кг/га лесных опушек, граничащих с полем, при оставлении смежного, сходного с первым, участка в качестве контрольного.

Таблица 3

**Влияние степени зрелости самок на устойчивость их к действию ГХЦГ и ДДТ**

| Степень зрелости самок | % самок при обработке | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | ГХЦГ | | | ДДТ | | |
| | здоровых | парализованных | мертвых | здоровых | парализованных | мертвых |
| Незрелые . . | 18 | 16 | 66 | 14 | 11 | 75 |
| Полузрелые . | 44 | 27 | 29 | 19 | 22 | 59 |
| Зрелые . . . . | 48 | 21 | 29 | 30 | 14 | 56 |

В результате, несмотря на высокую, казалось бы, смертность жуков, плотность заражения яйцами хруща опытного участка не только не снизилась, но оказалась выше, чем контрольного. Авторы объясняют это сплошным объеданием листвы на контрольном участке, вызвавшим перелет самок после первой яйцекладки на опытный участок с сохранившейся благодаря опыливанию листвой, к этому времени уже очистившейся от дуста. Нам же представляется, что в составе жуков, питавшихся на обработанном участке, находились и те, которые улетели из него в период опыливания, тем более, что теми же авторами была отмечена сильная «лётная реакция» жуков в вечерние часы обработок как на опытном, так и на контрольном участке.

Повышение активности жуков в часы обработок наблюдалось и нами; мы считали это явление результатом возбуждающего действия инсектицида на насекомое, повышающего его энергию дыхания, а следовательно, неминуемо связанного с микроклиматическими условиями.

Таблица 4

**Влияние экспозиции опушек на состояние жуков после обработок**

| Экспозиция опушек | % жуков при обработке | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | ГХЦГ | | | ДДТ | | |
| | здоровых | парализованных | мертвых | здоровых | парализованных | мертвых |
| Южная . . . . | 13 | 7 | 79 | 2* | 5 | 93 |
| Западная . . . | 19 | 8 | 74 | 3 | 2 | 95 |
| Восточная . . | 21 | 10 | 69 | 8 | 2 | 90 |
| Северная . . . | 26 | 10 | 64 | 10 | 6 | 78 |

* Меньший, чем при обработке ГХЦГ, процент здоровых самок обусловливается более сильным отлетом их в связи с замедленным действием ДДТ.

Сопоставление процентного соотношения жуков различного состояния на обработанных ядами опушках различных экспозиций показало (табл. 4), что более быстрое действие инсектицидов проявляется на южных и западных опушках, характеризующихся более высокими температурами и пониженной степенью влажности, замедленное же — на опушках северных и восточных — более холодных и сырых.

В работе Л. И. Лебедевой (1952) имеется также указание на то, что при утреннем опыливании основная масса жуков падает с обработанных деревьев в день опыливания, при вечернем же — на другое утро. Иначе говоря, дневные температуры и влажности ускоряют процесс действия ядов.

Все это дает основание к заключению, что эффективность обработки в значительной мере зависит и от погодных условий в период опыливания: при сухой и жаркой погоде гибель жуков должна происходить быстрее, чем при пониженной температуре и при повышенной влажности.

Наблюдая за поведением отравленных жуков западного майского хруща, Р. Висманн, Р. Гассер и Х. Гроб (1950) отмечают массовый отлет их в поле, где они зарываются в почву. Имея дело с восточным майским хрущом, являющимся в условиях Воронежской области типичным обитателем леса, мы, помимо отлета жуков, наблюдали также, что падающие под действием ядов жуки в массе концентрируются под подстилкой или в глубоких колеях дорог, идущих вдоль просек, т. е. в местах наиболее влажных. Потребность же во влаге свидетельствует о дефиците ее в организме.

Известно, что наибольшая потеря влаги организмом насекомого происходит в процессе дыхания. Следовательно, чем интенсивнее дыхание, тем выше и энергия влагоотдачи. Под действием же ДДТ и ГЦХГ энергия дыхания насекомых повышается (Берим и Эдельман, 1949, 1950; Эдельман, 1951; Березина, 1954), а одновременно с этим уменьшается и количество воды в их организме.

Н. Г. Берим и Н. М. Эдельман (1950) рассматривают последнее явление как следствие нарушения обмена веществ. Но если тщательнее проанализировать материалы тех же авторов, приведенные в табл. 3 их статьи, то получается, что через сутки после однократной обработки жуков песчаного медляка 5%-ным дустом ГХЦГ энергия дыхания у него увеличилась, вес снизился, а дыхательный коэффициент не изменился. Следовательно, не нарушение обмена повело к падению веса, а какие-то иные условия. Из табл. 1 той же работы авторов, характеризующей физиологическое состояние личинок широкогрудого медляка через 21 час после обработки 5%-ным дустом ДДТ, видно также, что дыхательный коэффициент их снизился, но в то время как потеря воды составила 14,5%, потеря жира составила только 0,5%, а белкового азота — 0,1%. Иначе говоря, интенсивность влагоотдачи под влиянием ДДТ оказалась значительно большей, чем трата жировых и белковых запасов. А это позволяет сделать вывод, что нарушение обмена веществ под влиянием ядов является не причиной, а следствием повышения энергии влагоотдачи, вызываемого воздействием ГХЦГ или ДДТ на нервные окончания, связанные с регулирующими этот процесс органами. В частности, запирающий аппарат дыхалец можно заставить быть неизменно открытым действием на него азота или углекислоты, что вызывает чрезвычайное возрастание потери влаги (Кузнецов, 1948). Дыхательные же движения у насекомых приурочены главным образом к брюшку. Отсюда становится понятным и вывод, сделанный Р. Клаузеном (1948) на основании экспериментальных данных, о том, что насекомые наиболее чувствительны к ДДТ и ГХЦГ в области именно брюшка, а не какой-либо иной части тела.

Известно также, что дыхальца у сухолюбивых форм насекомых устроены гораздо целесообразнее в смысле предотвращения потери влаги, чем у форм гигрофильных. Имеющиеся же, правда, пока ограниченные материалы (Березина, 1954; Шувалов, 1953) дают основание предполагать, что первые являются и более устойчивыми к ДДТ и ГХЦГ, чем вторые.

Зависимость степени сопротивляемости действию ядов от водного режима организма находит подтверждение и при сопоставлении действия

ДДТ и ГХЦГ на самцов и самок майского хруща. Так, обладая более высокой энергией дыхания и меньшими, чем самки, запасами воды, самцы в условиях дефицита влаги теряют последнюю быстрее, чем самки. Выяснилось это при содержании жуков в эксикаторе над хлористым кальцием, в результате чего при одинаковой конечной потере веса (43,7%) 100%-ная гибель самцов наступила на 4-е, самок же — только на 8-е сутки. В соответствии с этим и устойчивость самок к ядам оказалась выше, чем самцов (табл. 5).

Таблица 5

**Физиологическое состояние и устойчивость к ядам самцов и самок майского хруща после зимовки**

| Пол | Содержание в организме в % к живому весу | | | Энергия дыхания жуков | | % жуков через 26 час. после обработки — | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | | | ГХЦГ | | | ДДТ | | |
| | воды | жира | проч. веществ | не отравленных | отравленных ГХЦГ | здоровых | парализованных | мертвых | здоровых | парализованных | мертвых |
| Самцы . . | 69,1 | 5,1 | 25,8 | 486 | 757 | 46 | 10 | 44 | 70 | 17 | 13 |
| Самки . . . | 71,3 | 3,9 | 24,8 | 320 | 418 | 63 | 4 | 33 | 62 | 19 | 9 |

Опыт предварительного — в течение 2 суток — содержания жуков в эксикаторах с хлористым кальцием, в другом варианте — в таких же сосудах с водой при последующем воздействии на них 12%-ного дуста ГХЦГ также показал более быструю гибель слегка дегидрированных жуков (Березина, 1954). Это дает основание предполагать, что не только условия кратковременного предварительного содержания, но и условия всего цикла развития насекомого, отражаясь на его физиологическом состоянии, не могут не иметь значения для степени сопротивляемости его к действию ядов.

Исходя из этого, осенью 1952 г. мы провели опыт воздействия одинаковым количеством 12%-ного дуста ГХЦГ на самок майского хруща из различных условий развития в предимагинальных фазах. Через неделю после постановки опыта выявилась значительная разница в степени их устойчивости (табл. 6).

Таблица 6

**Сопротивляемость к ГХЦГ самок майского хруша из различных стаций развития в предимагинальных фазах**

| Кормовая порода личинок | Почва | % жуков после обработки ГХЦГ | | |
|---|---|---|---|---|
| | | здоровых | парализованных | мертвых |
| Сосна | Супесчаный чернозем | 0 | 89 | 11 |
| Береза | „ „ | 0 | 69 | 31 |
| Дуб | „ „ | 0 | 55 | 50 |
| „ | Суглинистый „ | 0 | 45 | 55 |

Наиболее устойчивыми к ГХЦГ оказались жуки из сосняков, менее устойчивыми — жуки из березняков, наименее устойчивыми — жуки из дубняков, особенно на суглинках.

Аналогичный опыт был проведен весной 1953 г. с перезимовавшими

самками из тех же стаций и одновременно с этим — опыт дегидратации жуков над хлористым кальцием. Подопытных самок ежедневно взвешивали и сразу же после гибели помещали сначала в сушильный шкаф — для определения оставшегося в них количества воды, затем в прибор Сокслета — для отгонки и учета жира.

При обработке материалов были использованы главным образом абсолютные показатели в связи с тем, что обычно принятый метод обращения с показателями процентного соотношения не дает конкретного представления о фактических количественных изменениях компонентов. Результаты опытов сопоставлялись с исходными данными, т. е. показателями состояния жуков до опыта (рис. 1). Эти первоначальные величины достаточно наглядно характеризуют качественную разницу особей из различных стаций, выражающуюся в большем весе и больших запасах в организме жуков из березняков, средних показателях тех же величин у жуков из сосняков и наиболее низких — у жуков из дубняков.

Однако, как и в опыте с неперезимовавшими жуками, наибольшую стойкость к ГХЦГ и к дефициту влаги проявили самки из сосняков, меньшую — особи из березняков, наименее стойкими оказались жуки из дубняков. Существенной разницей в действии ГХЦГ и дефицита влаги является появление паралича, вызываемого ГХЦГ и отсутствующего в условиях дегидратации. Этим лишний раз потверждается действие ГЦХГ в первую очередь на нервную систему. Параличом же обусловливается голодание жуков. Но последнему были подвергнуты и жуки в опыте с хлористым кальцием. Однако голодание в условиях дефицита влаги и голодание только как следствие паралича, наряду с некоторым сходством, имели все же и некоторые специфические особенности. К числу последних в первую очередь относится бо́льшая продолжительность жизни жуков в условиях дефицита влаги, чем под влиянием ГХЦГ (табл. 7). А это говорит о том, что приписывать действию ГХЦГ только нарушение водного баланса в организме жуков нельзя.

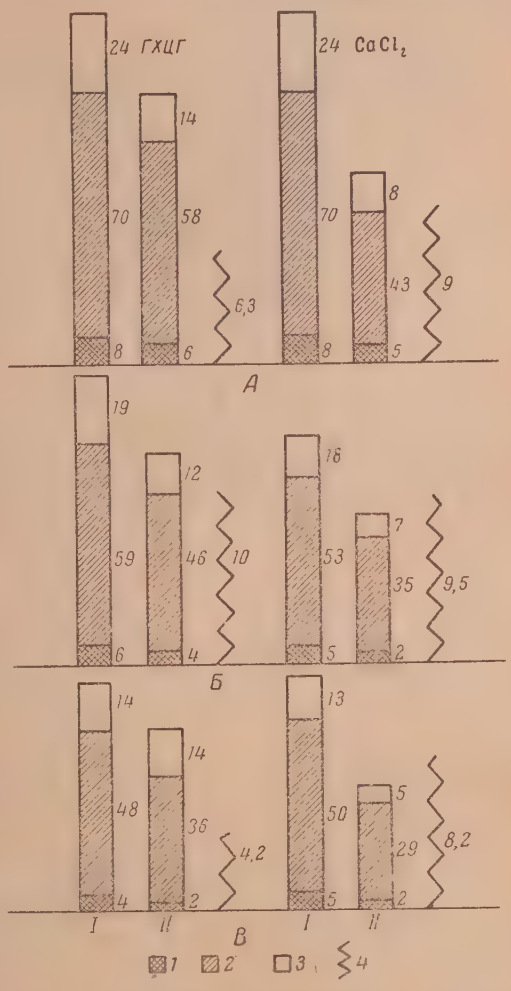


Рис. 1. Количественные изменения, происходящие под влиянием ГХЦГ и дефицита влаги в организме самок майского хруща из различных стаций

*А* — жуки из березняка, *Б* — жуки из сосняка, *В* — жуки из дубняка; *I* — до опыта; *II* — после опыта; *1* — жир, *2* — вода, *3* — прочие вещества, *4* — средняя продолжительность жизни в днях. Цифры у столбиков — абсолютное количество в мг

Дальнейший анализ материалов табл. 7 показывает, что в то время как количество затраченных жиров было одинаковым у особей из всех трех стаций, количество израсходованной воды оказалось почти одинаковым только у жуков в опыте с ГХЦГ. В присутствии же хлористого кальция оно было различным — и наименьшим у самок из сосняков. Расход «прочих веществ», т. е. веществ, остающихся в организме жуков после удаления воды и жира, был также различен и соответствовал их первоначальным запасам.

Таблица 7

**Величина потерь жира, воды и прочих веществ под влиянием ГХЦГ и дефицита влаги в организме жуков из различных стаций**

| Условия развития в предимагинальных фазах | Потери в мг под влиянием | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | ГХЦГ | | | хлористого кальция | | |
| | жир | вода | проч. вещества | жир | вода | проч. вещества |
| Березняк . . . | 2 | 12 | 10 | 3 | 27 | 16 |
| Сосняк . . . . | 2 | 13 | 7 | 3 | 18 | 11 |
| Дубняк . . . . | 2 | 12 | 0 | 3 | 21 | 8 |

Из сопоставления же количества израсходованных компонентов с продолжительностью жизни жуков (табл. 7 и рис. 1) следует (рис. 2), что интенсивность расходования запасов организмами жуков из различных стаций различна, причем наиболее экономная трата жиров и воды наблю-

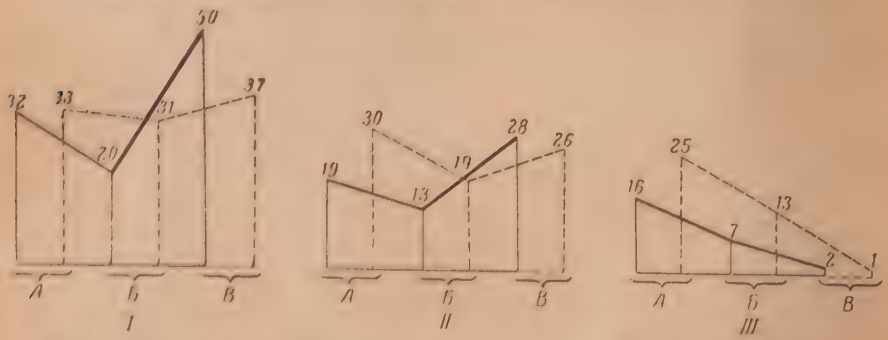


Рис. 2. Интенсивность траты резервов организма жуками майского хруща из различных стаций развития в предимагинальных фазах

Средние потери в день: *I* — жиров (в сотых долях мг), *II* — воды (в десятых долях мг), *III* — прочих веществ (в десятых долях мг); сплошной линией — потери при применении ГХЦГ, прерывистой — при дефиците влаги; *А* — жуки из березняка, *Б* — жуки из сосняка, *В* — жуки из дубняка

дается у жуков из сосняков, быстрее они расходуются жуками из березняков, наиболее быстро жуками из дубняков. И это, как мы видим, вполне согласуется со степенью устойчивости жуков и к ГХЦГ, и к дефициту влаги. Но интенсивность расхода «прочих веществ», как и по суммарным показателям, остается соответствующей количеству первоначальных запасов.

Обращает на себя внимание и то, что гибель жуков под влиянием и ГХЦГ и дефицита влаги происходит при наличии различного остаточного количества воды и жира в их организме, количество же «прочих веществ» оказывается почти одинаковым у особей из различных стаций, но почти вдвое бо́льшим в опыте с ГХЦГ, чем с хлористым кальцием. К сожалению, биохимического анализа «прочих веществ» в организме жуков нами проведено не было. Но по аналогии с личинками майского и пяти других

видов хрущей, воспитывавшихся на корнях семи древесных пород, имеются некоторые основания предполагать, что из состава не учтенных нами компонентов отрицательную роль в степени устойчивости играют азотистые вещества, количество которых в организме личинок соответствует количеству их в кормовых породах. По содержанию азотистых веществ в корнях первое место из упоминаемых нами пород занимает дуб, второе — береза; наименьшее количество азотистых веществ содержат корни сосны. Быстрота же роста личинок, степень их выживаемости и сопротивляемости дефициту влаги находятся в обратном соотношении с количеством азотистых веществ как в кормовой породе, так и в организме личинок, а именно: наиболее высокими физиологическими показателями обладают личинки, питающиеся корнями сосны, менее высокими — питающиеся корнями березы, наиболее низкими — питающиеся корнями дуба (Березина, 1954; Гурьянова, 1954). Совершенно та же зависимость наблюдается, как мы видели, и в степени устойчивости жуков из соответствующих стаций к действию ГХЦГ.

В пользу предположения о роли азотистых веществ в сопротивляемости насекомых к ГХЦГ говорит и более слабая устойчивость к яду молодых личинок, содержащих более высокий процент азотистых веществ и обладающих, наряду с этим, более высокой энергией дыхания, чем личинки взрослые. По данным же Н. Я. Кузнецова (1953), белковая пища повышает газообмен (по сравнению с жирами и углеводами примерно в 40 раз), а при повышении газообмена, как упоминалось ранее, действие на жуков ГХЦГ усиливается.

Характерным является и полное соответствие между степенью устойчивости самок восточного майского хруща к действию ГХЦГ и качеством их потомства (Березина, 1954), чем также подтверждается зависимость эффективности действия данного препарата не только от условий обработки, но и от тех условий, в которых происходило развитие вредителя, иначе говоря — от его физиологического состояния.

## Литература


Березина В. М., 1954. Условия, способствующие и препятствующие образованию очагов восточного майского хруща в лесостепной зоне, Тр. ВИЗР, вып. 6.— 1954а. Борьба с майским хрущом в период дополнительного питания, там же.— 1954б. Методы учета численности майского хруща в связи с химической отработкой его очагов в период дополнительного питания, там же.

Берим Н. Г. и Эдельман Н. М., 1949. О некоторых физиологических факторах, определяющих устойчивость насекомых к дихлордифенилтрихлорэтану (ДДТ) и гексахлорциклогексану (ГХЦГ), ДАН СССР, т. LXVII, № 3.— 1950. Пути преодоления физиологической устойчивости насекомых к дихлордифенилтрихлорэтану (ДДТ) и гексахлорциклогексану (ГХЦГ), там же, т. LXXIII, № 2.

Гольцмайер О. П., 1951. Борьба с майским хрущом, Новосибирск.

Гурьянова Н. И., 1954. Влияние состава пищи на физиологическое состояние восточного майского хруща, Тр. ВИЗР, вып. 6.

Кузнецов Н. Я., 1948. Основы физиологии насекомых, ч. 1.— 1953. То же, ч. II.

Лебедева Л. И., 1952. Химическая борьба с жуками майского хруща, Лесн. хоз-во, № 5.

Шувалов Г. Т., 1953. Проволочники и меры борьбы с ними, Гос. Изд-во Чувашской АССР.

Эдельман Н. М., 1951. Некоторые особенности физиологической реакции желудевого долгоносика (Balaninus glandium Marsch.) к действию ДДТ, ГХЦГ и дихлорэтана, ДАН СССР, т. LXXXI, № 1.

Clausen R., 1948. La lutte chimique contre le hanneton commun, Mitt. Schweiz. Ent. Ges., 21.

Faber W. u. Schreier O., 1952. Maikäfer-Bekämpfungsversuche 1951 in Österreich, Pflanzenschutzberichte, 8, pt. 7—8.

Thiem H., 1947. Ein Grossversuch zur Bekämpfung des Maikäfers mit Gesarol in der Gemeinde Seecheim, Nachrichtenbl. Dtsch. Pflanzenschutzdienst, Hft. 1 u. 2.

Wiesmann R., 1943. Weitere Versuche mit Gesarol im Obstbau. Schweiz. Ztschr. Obst- u. Weinbau, 54.

Wiesmann R., Gasser R. u. Grob H., 1950. Versuch zur Bekämpfung des Maikäfers (Melolontha melolontha L.) durch Flugzeugbehandlung mit DDT-Staubemittel, Mitt. Schweiz. Ent. Ges., Bd. XXIII, Hft. 1.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIV 1955 ВЫП. 1

# К ИЗУЧЕНИЮ ДИНАМИКИ ЭНТОМОФАУНЫ ПОЧВ И ПОДСТИЛКИ В СВЯЗИ С ПОЛОВОДЬЕМ В УСЛОВИЯХ ДОЛИНЫ СРЕДНЕГО ТЕЧЕНИЯ Р. ДНЕПРА

А. Ф. КРЫШТАЛЬ

Киевский государственный университет

В решениях сентябрьского Пленума ЦК КПСС указано на необходимость использования пойм рек для расширения площадей под огородные культуры и срочного проведения коренного улучшения естественных сенокосов. Сказанное свидетельствует об актуальности всестороннего изучения фауны, и особенно энтомофауны долины среднего Днепра.

В результате эколого-фаунистических исследований накапливается материал для изучения роли насекомых в почвообразовательных процессах, а также для изучения распространения и экологических особенностей насекомых-вредителей сельскохозяйственных культур и лесных насаждений и других групп насекомых, обитающих в той или иной стадии своего развития в почве и подстилке. В частности, изучение динамики энтомофауны почвы и подстилки в связи с паводками, т. е. временным затоплением мест обитания большого количества видов насекомых и некоторых других наземных животных, представляет определенный интерес для выяснения закономерностей динамики численности популяций. Исследования в этом направлении необходимы также для успешного решения проблемы использования временно затопляемых площадей в результате сезонного колебания уровня воды в больших водоемах, которые в настоящее время в Советском Союзе создаются в значительном количестве благодаря строительству мощных гидроэлектростанций.

Стационарные работы по исследованию динамики энтомофауны почвы и подстилки проводились в 1932—1934 гг. в районе Конча-Заспа (20 км ниже Киева по течению Днепра), а в 1935—1937 и 1945—1948 гг. в окрестностях Канева (Каневский заповедник, 150 км ниже Киева).

Для сборов необходимых данных были использованы следующие методы: раскопки, анализ подстилки, анализ наносов, непосредственные наблюдения.

Раскопки проводились разными методами. Площадь значительной части проанализированных проб равнялась 0,25 м$^2$, а глубина — 50 см. Такие пробы в настоящее время в прикладной энтомологии имеют широкое распространение и являются, по существу, стандартными. Проб такого размера проанализировано из района Конча-Заспа 226, из окрестностей Канева — 564. Насекомых выбирали из проб ручным способом. Такие раскопки проводились главным образом в осенний период и в меньшей мере летом, непосредственно после спада паводка, в характерных стациях как на луговой, так и на других террасах р. Днепра.

Второй метод — это раскопки при помощи специальных буров. Площадь основного бура, которым взято наибольшее количество проб, равнялась 128,6 см$^2$, а высота — 30 см. Посредством такого бура только на о-ве Заречье в окрестностях Канева взято и проанализировано более 2500 почвенных проб. Раскопки при помощи бура проводились на протяжении всего вегетационного периода, а во время паводка мы доставали пробы прямо из-под воды. Наибольшее количество проб посредством бура было взято в пойменной части долины по специально проложенным профилям.

Кроме названных основных методов исследования энтомофауны почвы, были проведены еще специальные раскопки, главным образом для выяснения залежей кубы-

шек. Такие пробы мы брали только до глубины 3—5 см, и почву из них просеивали через специальные металлические сита.

Анализ подстилки производился в позднеосенний и зимний периоды. Пробы для анализа брались на разных стациях, преимущественно на луговой и лёссовой террасах. Размер проб по площади равнялся 0,25 м². Всего проанализировано 1001 пробы. Выборка насекомых из проб подстилки производилась при помощи термоэклекторов с последующей разборкой проб ручным способом.

Большой фаунистический материал из долины среднего Днепра, а вместе с тем и значительное количество данных для изучения динамики фауны в связи с половодьем, собраны в образующихся в разных местах поймы наносах, преимущественно из семян, листьев и других частей растений.

Наносы как место сбора насекомых уже издавна привлекали внимание энтомологов (Е. Куликовский, Е. Н. Савченко, К. К. Сент-Илер, Ф. С. Щербаков, А. И. Яков

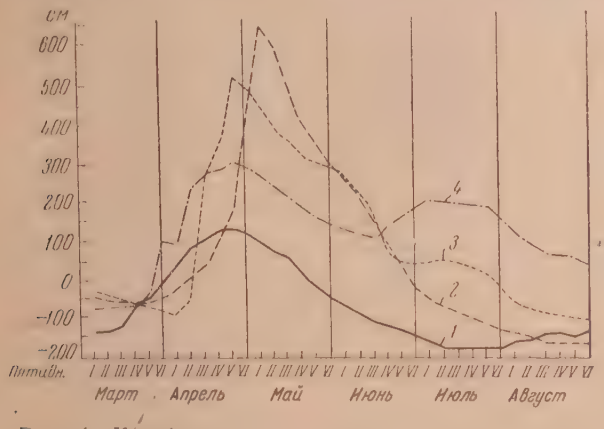


Рис. 1. Колебания уровня воды во время половодья на р. Днепре в окрестностях Киева за период с 1930 по 1933 г.

*1* — 1930 г., *2* — 1931 г., *3* — 1932 г., *4* — 1933 г.

лев и др.). За время работы нами было проанализировано 40 проб наносов из поймы р. Днепра. Размер пробы — от 2—3 до 6—8 кг в сухом состоянии — зависел от характера и главным образом — величины частиц материала, из которого были образованы наносы. Выборка насекомых из наносов производилась при помощи термоэклекторов.

Метод прямых наблюдений особых объяснений не требует, однако необходимо подчеркнуть, что именно этот метод часто бывает наиболее эффективным и в то же время самым простым.

Приступая к освещению вопросов динамики фауны поймы в зависимости от половодья, в первую очередь необходимо, хотя бы в самых кратких чертах, остановиться на характеристике самого половодья.

В окрестностях Канева Днепр вскрывается обычно во второй половине марта. Местные талые воды в реку поступают немного раньше ледохода. Эти воды ломают и уносят лед. Вода, определяющая величину и характер половодья в районе наших исследований, приходит из верховья Днепра. Поэтому одним из факторов, определяющих величину половодья, является количество зимних и весенних осадков в районе верхнего Днепра и притоков, впадающих в него в этой части. Кроме количества осадков, на величину половодья весьма существенно влияет также и интенсивность повышения температуры. Вышеизложенное свидетельствует о том, что высота уровня воды во время прохождения половодья является весьма изменчивой величиной. Максимальный уровень воды в Днепре обычно бывает во второй половине апреля или в начале мая (рис. 1). В берега Днепр нормально входит в первой половине июня. Иногда под влиянием большого количества осадков весной и особенно в первой половине лета приходится наблюдать значительную растянутость сроков половодья или даже второе летнее наводнение. Последнее встречается сравнительно редко. В частности, такая картина на Днепре наблюдалась в 1933 году.

Днепр принадлежит к числу равнинных рек, в которых среднегодовая температура воды немного выше соответственной температуры воздуха. Во время ледохода температура воды в Днепре близка к 0°. Значительное повышение уровня происходит при температуре от 2 до 8°. Во время максимального уровня весеннего половодья температура воды является также очень изменчивой величиной. Так, например, в районе Канева в 1945 г. максимальный уровень отмечен в пятой пятидневке апреля при температуре воды в пределах от 5,4 до 7,2° (рис. 2). В 1946 г. максимальный уровень наблюдался в самом конце апреля при температуре от 13,6 до 15,1° (рис. 3). В северной части исследованного района половодье проходит раньше, а следовательно, и при более низких температурах, чем в южной части. В частности, максимальный уровень воды в районе Канева часто наблюдался на 5—7 дней позже, чем в районе Киева. Подробные данные о характере половодья в исследованном районе опубликованы А. Артемовским (1931) и Н. И. Максимовичем (1901) и др.

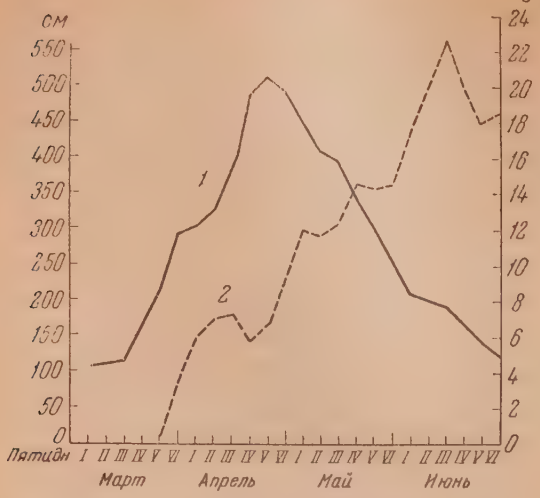


Рис. 2. Колебания уровня и температуры воды во время половодья на р. Днепре в окрестностях Канева в 1945 г.

*1* — уровень воды, *2* — температура

Следующие данные характеризуют температуру воздуха и почвы во время прохождения половодья. Снежный покров в районе наших исследований в основном исчезает в марте. Средняя температура воздуха на высоте 2 м в марте равна примерно —2—3°. Однако колебания средних температур по годам довольно велики — от + до —5°, т. е. амплитуда равняется почти 10°.

Интенсивный подъем уровня воды происходит в апреле. Средняя температура воздуха в апреле поднимается до 7—8°. Колебания максимальных температур по отдельным годам находятся в пределах 15—27°. Минимальные температуры воздуха в марте часто спускаются ниже нуля, даже до —7,5°; в апреле в районе среднего Днепра можно наблюдать сравнительно большое количество дней со значительными морозами, даже в мае минимальная температура нередко опускается ниже нуля.

Средняя температура почвы на поверхности в марте близка к 0°, в апреле поднимается до 9,5°, в мае до 19°. На глубине 10 см среднемесячная температура в марте близка к 1,0°, в апреле к 7,0°, в мае к 15,0°.

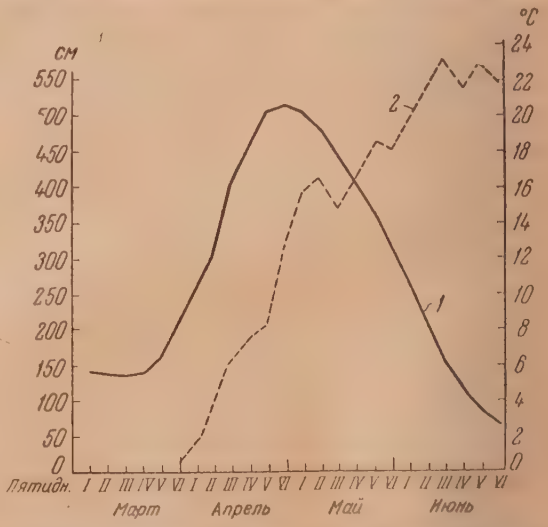


Рис. 3. Колебания уровня и температуры воды во время половодья на р. Днепре в окрестностях Канева в 1946 г.

Обозначения те же, что на рис. 2

Изложенное говорит о том, что пойменная часть долины Днепра часто заливается талыми водами при температурах ниже порога развития активной деятельности большинства обитающих здесь видов насекомых. К тому же во время половодья часто наблюдается такое сочетание температур, при которых днем насекомые могут находиться в активном состоянии, а ночью впадают в оцепенение.

В литературе имеется ряд работ, посвященных изучению влияния паводков или вообще временных затоплений на жизнь насекомых и некоторых других наземных беспозвоночных. Можно указать работы В. П. Беклемишева и И. А. Четыркиной (1935), Л. З. Захарова (1932, 1939, 1946), Е. Х. Золотарева (1931), О. П. Кришталь (1936, 1937), П. Кожанчикова и Т. Михайловой (1935), Е. Куликовского (1897), К. Э. Линдемана (1883), И. Михельсона (1922), В. В. Никольского (1925), Н. Г. Олсуфьева (1930), А. А. Передельского (1948, 1949), С. А. Предтеченского (1928), Е. Рекало (1897), К. П. Россикова (1899), К. Сент-Илера (1925), И. М. Силантьева (1935), Ю. Ю. Скалова (1928), Е. М. Шумакова и Л. А. Яхимович (1950), Ф. С. Щербакова (1905), А. Н. Яковлева (1902), Л. А. Яхимович (1950). В иностранной литературе также имеются работы, посвященные этому вопросу, например Г. Бербера и Ф. Дикке (Barber a. Dicke, 1939), М. Кальвино (Calvino, 1922), А. Камерона (Cameron, 1913) и некоторых других авторов (см. список литературы).

В пойме Днепра, в его среднем течении в почве зимует сравнительно большое количество видов насекомых. Для примера можно назвать саранчовых (кубышки) [Mecostethus grossus (L.), Chorthippus dorsatus (Zett.), Ch. longicornis (Latr.), Ch. albomarginatus (De G.), Dociostaurus brevicollis (Ev.) и др.], личинок долгоносиков (Strophosomus albolineatus Seidl., Cneorrhinus albinus Boh.), личинок щелкунов (Agriotes obscurus L., A. lineatus L., A. sputator L. и др.), личинок пластинчатоусых жуков (Hoplia, Anomala dubia Scop., Anisoplia segetum Hbst. и др.), личинок жуков из семейства Anthicidae (Notoxus monoceros L.), личинок мух (Asilidae, Tabanidae, Tipulidae), муравьев (Myrmica rugulosa Nyl., Tetramorium caespitum L., Lasius niger L. и др.).

Перечисленные и другие виды насекомых зимуют в самом верхнем слое почвы, на глубине от 3 до 10 и реже — до 15 см и более.

Выше мы уже отмечали, что в зимнее время в условиях исследованного района температура почвы даже на глубине 10—15 см часто опускается ниже 0°, т. е. ниже порога активной деятельности большинства зимующих в почве видов насекомых, отчего обитающие в почве насекомые в зимнее время находятся в состоянии оцепенения. Повышение уровня воды во время паводка, а часто его максимальный уровень, нередко весьма высокий, наблюдается в период, когда в верхнем слое почвы температура еще не успевает подняться до пределов, обеспечивающих возможность активного передвижения насекомых. В почвенном горизонте на глубине 5—10 см температура в апреле обычно бывает в пределах 5—7° с довольно частыми периодическими понижениями до —2—3°. Раскопки, проведенные во время половодья, свидетельствуют о том, что насекомые, обитающие в почве в долине среднего Днепра, по крайней мере в пределах района Киев — Черкассы, в громадном большинстве случаев переживают паводок в состоянии оцепенения непосредственно на местах зимовки. Судьба зимующих в почве насекомых бывает совершенно иной в тех случаях, когда половодье проходит при повышенных температурах и температура почвы достигает 7—8°. Прекрасный пример этого мы видели в 1933 г., когда на Днепре было два паводка при высоких температурах. Поднятие уровня воды во время весеннего паводка началось 25 марта, максимум был отмечен между 20 и 22 апреля, после чего последовал интенсивный спад, продолжавшийся до 10 июня. Однако под влиянием большого количества атмосферных осадков с 11 июня вода вновь начала прибывать, и в начале июля был отмечен второй максимум, что ясно видно на схеме (рис. 4). Первый максимум был выше второго почти на 100 см, а расстояние во времени между ними равнялось 70 дням. Разные стации, в том числе и луга среднего уровня, во время весеннего паводка были залиты водой в течение 20—40 дней. Затем наступило их осушение на 15—35 дней (в зависимости от рельефа). Во время второго, летнего, паводка многие стации вновь были залиты водой на 15—40 дней.

Весьма существенным различием двух этих паводков является то, что они проходили при разных температурах. Весенний паводок проходил при обычных, сравнительно низких температурах, тогда как летний — при значительно повышенной среднесуточной температуре (17—21°). Первое половодье насекомые, зимовавшие в почве, пережили в состоянии оцепенения. Во время повышения уровня воды в период летнего половодья наблюдались значительные перемещения разных групп насекомых в почве. Передвижения насекомых, как правило, происходили из нижних слоев почвы в верхние и из низких участков в более высокие. На последних участках, которые можно отнести к микро- и чаще к нанно-

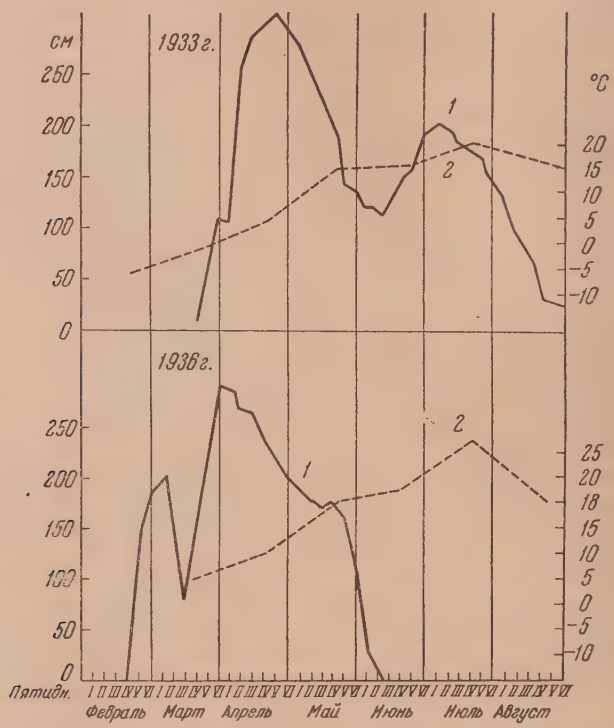


Рис. 4. Колебания уровня и температуры воды во время половодья на р. Днепре в окрестностях Киева в 1933 и 1936 гг. (В районе исследований летом 1933 г. наблюдалось исключительно большое количество осадков, а в 1936 г. лето было засушливым)

Обозначения те же, что на рис. 2

рельефу, в условиях затопленных лугов концентрировалось значительное количество проволочников, личинок Notoxus monoceros, личинок мух и особенно много личинок долгоносиков (Strophosomus albolineatus, Cneorrhinus albinus). Плотность личинок последних двух видов в таких местах нередко составляла 350—400 шт. на 1 м². Все указанные насекомые находились в самом верхнем слое почвы, а иногда даже на ее поверхности, непосредственно под покровом растительности. Возможности передвижения в почве почти всех названных групп насекомых весьма невелики. Поэтому здесь идет речь о местных, весьма ограниченных территориально, миграциях. В данном случае насекомые использовали преимущественно такие элементы рельефа, как кучи земли, образованные кротами, и другие мелкие возвышения. Громадное количество этих мало приподнятых участков было залито водой, и насекомые в них погибли. В это время нередко приходилось наблюдать личинок жуков, особенно

пластинчатоусых, которые выходили из почвы и всплывали на поверхность воды. Такие личинки весьма скоро погибли. Муравьи целыми семьями также всплывали на поверхность воды и потоками переносились на значительные пространства; иногда такие семьи разбивались волнами, и поверхность воды покрывалась муравьями (особенно рыжими).

Раскопки, проведенные во время и после второго половодья, показали, что во многих, ранее сравнительно обильно населенных, участках живые насекомые в почве почти совершенно отсутствовали. В период летнего паводка погибли также и яйца саранчовых, которые были отложены на мокрых и влажных лугах. В то же время на лугах, которые были затоплены только в течение весеннего паводка, наблюдалось нормальное отрождение саранчовых.

В период летнего паводка в 1933 г. на отдельных, сравнительно ограниченных, участках была обнаружена некоторая концентрация личинок жуков, и особенно личинок долгоносиков Strophosomus albolineatus, в слое почвы примерно от 8 до 12 см. В этом горизонте после спада вод летнего половодья значительное количество личинок оказалось живыми.

Слой почвы, в котором после половодья были обнаружены живые личинки, значительно выделялся по своей окраске. Цвет его был пепельно-серым. Такая окраска, как выяснилось, была обусловлена интенсивным развитием здесь грибов. Это обстоятельство свидетельствует о том, что в таких местах, повидимому, в значительном количестве присутствовал воздух. В условиях поймы Днепра во время паводка одновременно с выходом воды из берегов реки поднимаются также и почвенные воды, происходит подтопление; при этом не исключена возможность образования в почве пространств, в которых временно может задерживаться воздух. Таким образом могут создаваться убежища для личинок насекомых.

Для насекомых, зимующих на поверхности почвы и в подстилке, создаются совершенно иные условия, в которых им приходится переживать половодье. Представители этой части пойменных насекомых составляют довольно многочисленную как в качественном, так и в количественном отношении группу и при разных температурных условиях ведут себя поразному. В тех случаях, когда вода прибывает при сравнительно высокой температуре — во всяком случае, не ниже порога активной деятельности распространенных здесь видов, эти насекомые по мере поднятия воды активно мигрируют к повышенным элементам рельефа и нередко в большом количестве взбираются на кусты, деревья и различные предметы, поднимающиеся над водой. При временном понижении температуры в таких условиях часто приходилось наблюдать большие скопления насекомых в состоянии оцепенения. Если вода прибывает при температурах ниже порога активной деятельности входящих в состав этой группы видов и насекомые находятся в состоянии оцепенения, что обычно бывает при температурах ниже 6—8°, то на затопленных участках насекомые вместе с разными легкими предметами, главным образом мертвыми остатками растений, всплывают на поверхность воды. Течением и ветром всплывающие предметы сбиваются в кучи и отлагаются на повышенных элементах рельефа или вообще в местах со стоячей водой. Так образуются наносы, в которых собирается большое количество насекомых.

По мере повышения температуры и спада воды, насекомые постепенно переходят в активное состояние и покидают наносы. Вместе с тем необходимо отметить, что нередко в одно и то же время приходится наблюдать оба только что описанных явления, т. е. разные реакции насекомых на повышение уровня воды в зависимости от температурных условий. Последнее обстоятельство объясняется следующими причинами: различные виды насекомых, зимующих на поверхности почвы и в подстилке, имеют разные экологические особенности и начинают передвигаться при разных температурах; температура в отдельных местах зимовки повышается неравномерно, и вода всегда прибывает при сравнительно боль-

ших колебаниях температуры воздуха, опускающейся нередко ниже 0°. Численность насекомых в наносах является очень изменчивой величиной. Нам встречались пробы, в которых на 5—6 кг сухого вещества приходилось по нескольку жуков, а с другой стороны, были такого же размера пробы, в которых насчитывалось свыше 10 000 насекомых. Количество насекомых в наносах весьма существенно зависит от многих факторов, среди которых главнейшие: а) плотность насекомых на участках, где проходило формирование наносов; б) время и температурные условия повышения уровня воды; в) характер местности, в частности наличие повышенных элементов рельефа или растений, которые остаются незатопленными; г) характер материала, из которого образовались наносы.

Видовой состав насекомых, встречающихся в наносах, довольно богат и разнообразен. Об этом свидетельствуют материалы Ф. С. Щербакова (1905), собранные на берегах р. Оки, и особенно наши данные из района Конча-Заспа и окрестностей Канева. Так, например, в проанализированных нами 40 пробах наносов обнаружено 442 вида насекомых: жуков — 401 вид, клопов — 29, прямокрылых — шесть, цикад — четыре, уховерток — один и тараканов — один (см. список в конце работы). Необходимо отметить, что приведенные данные относятся только к насекомым, ведущим наземный образ жизни. Водные насекомые, в том числе такие, как Dytiscidae, Hydrophilidae, которые часто встречаются в наносах в значительном количестве, нами не учитывались.

Активные миграции насекомых, зимующих на поверхности почвы или в подстилке, при поднятии уровня воды во время паводка или переносе их с наносами имеют большое значение при расселении по определенным типам стаций. Весной, благодаря наводнению, большинство таких насекомых оказывается на повышенных элементах рельефа, т. е. в условиях сравнительно сухих стаций. По мере спада воды и поднятия температуры происходит их обратная миграция во влажные и мокрые стации. В условиях поймы возможность заселения наземными насекомыми многих стаций, и особенно влажных и мокрых, появляется после полного спада паводка, когда воды входят в свои берега.

Рассматривая динамику энтомофауны поймы р. Днепра в связи с половодьем и выясняя, в частности, распределение насекомых в наносах, следует остановиться на роли реки в распространении насекомых. Наши материалы и весьма отрывочные данные, имеющиеся по этому вопросу в литературе, показывают значение рек как мощного фактора распространения насекомых. Отмечаются совершенно разные возможности распространения насекомых вниз по течению реки и вверх — против течения. Внимательные наблюдения в этом направлении дали возможность установить, что проникновение насекомых вниз по течению реки осуществляется следующими способами: а) течением реки, б) благодаря работе водного транспорта, в) при помощи ветра, птиц и других факторов естественного расселения. Интенсивность распространения насекомых благодаря работе водного транспорта вниз по течению реки гораздо больше, чем против течения. Это объясняется наличием плотов, которые направляются исключительно вниз, т. е. в условиях Днепра с севера на юг.

Наблюдения за плотами показали, что вместе с ними часто транспортируется очень большое количество насекомых. На плотах встречаются насекомые довольно разнообразных групп, в том числе и жуки из семейств Carabidae, Staphylinidae, Histeridae, Chrysomelidae, Curculionidae. Кроме того, непосредственно в древесине или под остатками коры плывут усачи, златки, короеды, долгоносики и реже насекомые других групп.

Однако одним из самых мощных факторов, содействующих распространению насекомых на юг в условиях долины Днепра, является течение воды. Оценка роли течения воды Днепра как фактора, содействующего распространению насекомых с севера на юг, привела к необходимости различать: а) значение течения реки в переносе насекомых в лет-

нее и осеннее время, когда вода находится в своих берегах, и б) перенос насекомых течением, когда вода выходит из берегов и заливает большое количество пойменных стаций.

В первом случае, т. е. в летнее время, насекомые попадают в Днепр главным образом после больших дождей, особенно ливней, с потоком воды из оврагов и рек. Немало насекомых в это время падает также в реку с прибрежных деревьев и кустарников. Кроме того, летом насекомые попадают в реку вследствие размывания берегов.

Значительное количество наземных насекомых, попавших в летнее время в воду, гибнет. Многие из них тонут или становятся жертвой рыб и других водных животных. Нам нередко приходилось после ливней собирать среди реки на отмелях и косах большое количество мертвых жуков. Среди них были жужелицы из родов Carabus, Calosoma, чернотелки Gnaptor, Blaps, мертвоеды и многие другие.

В 1952 г. в окрестностях Канева наблюдалось значительное скопление майских жуков (Melolontha melolontha L.), сидящих на кустах ив, свешивающихся к самой поверхности воды. Эти жуки упали с деревьев, растущих на берегу, у самой воды, на значительном расстоянии от того места, куда их сносило течением. Подобные факты свидетельствуют о том, что течение в летнее время является весьма существенным фактором в перемещении насекомых вниз по реке.

Но гораздо более мощным фактором в распространении наземных насекомых выступает течение воды в реках в период половодья, когда происходит затопление больших площадей их пойменных террас. На поверхности воды, выходящей из берегов и затапливающей все новые и новые пойменные стации, оказывается вместе с разными растительными остатками большое количество различных групп насекомых, особенно жуков. Эти насекомые в преобладающем количестве и попадают в наносы, которые обычно где-нибудь здесь поблизости и откладываются. Вместе с тем большое количество насекомых в это время переносится водой вниз по течению на сравнительно большие расстояния. Во время подъема уровня весенней паводковой воды, когда мокрые и отчасти влажные стации были в той или иной степени уже залиты, мы неоднократно имели возможность вылавливать с поверхности воды по середине реки наземных насекомых в значительном количестве. Обычно мы делали это посредством марлевого сачка, который опускали в воду (из лодки) на половину обруча и некоторое время держали против течения. В добытых таким образом сборах были обнаружены в основном те же насекомые, которые зарегистрированы и в наносах. Кроме того, нередко сформированные в том или другом месте наносы, в которых находится большое количество насекомых, выносятся потоками из поймы в реку и транспортируются течением воды в южном направлении. Много насекомых бывает также и в плывущем сене из остатков скирд или копен, в различного рода пнях или под корой старых деревьев, снесенных водой.

Во время образования наносов вся всплывающая с поверхности земли масса, в том числе и насекомые, в подавляющем большинстве случаев оказываются ниже места зимовки. Если принять во внимание, что наносы образует проточная вода, последнее обстоятельство становится совершенно ясным. Такой процесс происходит из года в год на протяжении многих веков. Передвижение насекомых во время образования наносов, помноженное на вечно действующий фактор — время, представляет собой грандиозное явление пассивной миграции многих групп организмов по течению реки. Вынужденная миграция насекомых — в нашем случае с севера на юг — происходит на больших пространствах и принимает колоссальные масштабы.

Некоторую иллюстрацию влияния течения реки на распространение фауны можно найти путем сравнения видового состава насекомых, которые населяют пойменную часть рек, берущих свое начало примерно из

одного и того же района, однако текущих в разных направлениях. Примером таких рек до известной степени могут быть Днепр и Ока. Обе названные реки берут свое начало из Смоленско-Московской возвышенности. Однако Днепр течет в основном в южном направлении, а Ока имеет восточное и в некоторых местах даже северное направление. Для сравнения энтомофауны пойменных террас этих рек с целью решения интересующего нас вопроса следует сопоставить видовой состав встречающихся в наносах насекомых. Для поймы Оки достаточно подробные данные о насекомых, встречающихся в наносах, образованных весенними паводками, имеются в работе Ф. С. Щербакова (1905), собравшего материалы в начале апреля 1902 г. в районе г. Серпухова Московской области. Серпухов от районов наших исследований отстоит более чем на 700 км в северо-восточном направлении. В сборах Ф. С. Щербакова из наносов зарегистрировано 233 вида жуков, включая также водных насекомых, в том числе и жуков из семейств Dytiscidae (12 видов) и Hydrophilidae (22 вида). В наших сборах из поймы Днепра в районе Киев — Канев найден 401 вид жуков, причем учитывались только наземные насекомые. Таким образом, в наших сборах почти в два раза больше видов жуков.

Причину такого расхождения необходимо искать в первую очередь в следующем: во-первых, мы имели возможность произвести гораздо бо́льшие сборы, чем Ф. С. Щербаков, и, во-вторых, район наших исследований находится значительно южнее, что также весьма существенно сказывается на увеличении видового состава насекомых вообще и жуков в частности. Для качественного сравнения в первую очередь возьмем такие богатые по видовому составу семейства, как Carabidae, Staphylinidae, Chrysomelidae, Curculionidae. Эти семейства жуков представлены сравнительно большим количеством видов как в наших сборах, так и в сборах Ф. С. Щербакова. В частности, жуков семейства Carabidae в сборах Ф. С. Щербакова оказалось 56 видов, а в наших — 134. Следует отметить, что из 56 видов жужелиц, найденных в сборах Ф. С. Щербакова, 43, или 77% видов, обнаружены и в наших сборах из наносов. Кроме того, такие виды, как Calathus melanocephalus L., Agonum dorsale Pont., A. micans Dej., Pterostichus vulgaris L., Amara plebeja Gyll., A. convexior Steph., Ophonus puncticollis Pk. Ф. С. Щербаковым найдены в наносах, а в наших сборах из наносов отсутствовали. Вместе с тем эти виды найдены в долине среднего Днепра в других материалах. И только пять видов, указанных Ф. С. Щербаковым для окрестностей Серпухова, в наших сборах совершенно отсутствовали. Следовательно, 91% жужелиц, добытых Ф. С. Щербаковым в наносах р. Оки, найден также и в долине Днепра, в районе Киев — Канев; листоедов соответственно — 83%, долгоносиков — 65%, а жуков семейства Staphylinidae — 50%. Приведенные в работе Ф. С. Щербакова виды жуков из таких семейств, как Elateridae, Tenebrionidae, Coccinellidae, Scarabaeidae, все зарегистрированы также и в наших сборах из долины Днепра.

В общем итоге необходимо отметить, что в сборах Ф. С. Щербакова из наносов р. Оки наземных жуков таких семейств, как Carabidae, Staphylinidae, Curculionidae, Chrysomelidae, Scarabaeidae, Elateridae, Tenebrionidae, оказалось 179 видов. Из указанного числа нами в долине Днепра зарегистрировано 127 видов, т. е. 74%.

Большое сходство видового состава насекомых из наносов рр. Днепра и Оки является весьма существенным дополнением к нашим познаниям о роли рек в переносе насекомых. Кроме того, на основании этих материалов возможно сделать определенные заключения о происхождении некоторых групп насекомых, обитающих в пойменных условиях в разных географических пунктах нашей страны.

Необходимо остановиться на значении временного затопления тех или иных пойменно-сухопутных стаций в ограничении численности популяций обитающих здесь насекомых. Влияние временного затопления водой

мест обитания на численность популяций насекомых наиболее подробно изучено на примере саранчи. Как известно, жизнь этого опаснейшего вредителя тесно связана с плавнями Дуная, Днепра, Дона, Волги, Кубани, Кумы, Терека, Сыр-Дарьи и многих других рек.

В плавнях саранча периодически размножается в массовом количестве, а затем разлетается на большие пространства, уничтожая на своем пути растительность. В настоящее время благодаря широкому применению авиации для борьбы с саранчой непосредственно в ее резервациях, в первую очередь в плавнях, саранчовая проблема приобрела совершенно иной характер. Вредоносность перелетной саранчи в условиях Советского Союза сведена до практически не ощутимого значения. Тем не менее проблема саранчи все еще остается одной из актуальных в сельскохозяйственной энтомологии. Данные о влиянии водного режима на численность популяций саранчи в плавнях имеются в работах Л. З. Захарова (1932, 1939, 1946), Е. Х. Золотарева (1931), К. Э. Линдемана (1883), И. Михельсона (1922), В. В. Никольского (1925), Н. Г. Олсуфьева (1930), С. А. Предтеченского (1928), Е. Рекало (1897), Ю. Ю. Скалова (1928), Е. М. Шумакова (1950), Л. А. Яхимович (1950), Е. М. Шумакова и Л. А Яхимович (1950) и некоторых других авторов. О гибели большого количества яиц перелетной саранчи во время паводков 1888 и 1895 гг. в плавнях Дуная весьма подробные данные мы находим в работе Е. Рекало (1897). В 1886—1887 гг. в Измаильской области имело место массовое размножение саранчи.

В частности, в 1887 г. в плавнях Дуная саранчой были заложены кубышки в большом количестве и на огромных площадях. Паводок весной 1888 г. был настолько велик, что даже возвышенные гряды в дельте Дуная были залиты водой, которая долго стояла на высоком уровне; только к началу августа Дунай вошел в берега, но плавни его дельты были еще очень сыры. Е. Рекало отмечает, что «при обследовании яичек саранчи, взятых из-под воды, внутри них оказались уже готовые личинки, имеющие вид как бы сваренных молодых насекомых». Однако на наиболее высоких грядах плавней, по свидетельству этого же автора, все же было отмечено отрождение некоторого количества саранчи. В дальнейшем в плавнях Дуная наблюдалось новое нарастание ее численности, а в 1894 г. саранча здесь вновь оказалась в массовом количестве. В 1895 г. на Дунае имел место еще более мощный, чем в 1888 г., паводок, который продолжался до конца августа, в результате чего в плавнях почти полностью погибли яйца саранчи.

С. А. Предтеченский (1928) в результате исследований в дельте Волги пришел к заключению, что гибель кубышек саранчи на затопленных участках зависит от эмбрионального развития зародыша в яйцах. Если затопление произошло на ранних этапах развития эмбрионов, т. е. осенью или ранней весной, то вода не губит яиц, и личинки отрождаются благополучно, лишь несколько запаздывают в сроках развития. Если же затопление имеет место к концу эмбрионального развития, когда зародыш почти готов к выходу, то достаточно кратковременного затопления, например на 10—15 дней, чтобы яйца в кубышках погибли.

Н. Г. Олсуфьев (1930) в результате анализа литературных данных и своих наблюдений по этому вопросу приходит к следующему заключению: «...Все зависит от того, на какой стадии развития яйца произошло затопление и как долго оно продолжалось. Водный же режим многих рек пустынной и особенно степной зоны нашего Союза таков, что начало весеннего половодья и затопление плавней часто совпадают с отрождением саранчи, обычно предшествуя последнему. Совершенно ясно, что не каждый год и не каждый паводок влечет за собой поголовную или хотя бы частичную гибель саранчи. Для этого требуется совпадение многих обстоятельств и прежде всего: 1) сроков эмбрионального развития и наполнения плавней весенним паводком и 2) высоты залегания главных массивов залежей кубышек по отношению к уровню паводка. Эти величины, как мы знаем, сильно колеблются из года в год, и притом различно в плавнях разных рек».

Л. З. Захаров (1931) также отметил особое значение водного режи-

ма рек в ряде причин, определяющих возможность существования насекомых в плавнях, а вместе с тем и пребывания в них саранчи. Е. Х. Золотарев (1931) отмечает случаи гибели кубышек в плавневых условиях.

В лабораторной обстановке влияние затопления на развитие яиц саранчи изучалось В. В. Никольским (1925), Н. М. Кулагиным (см. Олсуфьев, 1930, стр. 103) и Л. А. Яхимович (1950). Все эти исследователи приходят к общему заключению, что наиболее быстро гибли яйца, зародыши которых находились на высшей стадии эмбрионального развития. Вместе с тем В. В. Никольский (1925) отмечает, что в некоторых случаях и на ранних стадиях эмбрионального развития, если затопление длительно, оно может также привести к гибели яиц.

Вопрос о механизме влияния водного режима на развитие саранчи наиболее обстоятельно осветила Л. А. Яхимович (1950), экспериментально установившая разное отношение саранчи к избыточной контактной влаге во время прохождения определенных этапов эмбрионального развития, и в частности раннего периода, диапаузы и позднего периода. На раннем этапе эмбрионального развития саранчи избыточная контактная влага действует на эмбрион губительно; диапаузирующие яйца являются более устойчивыми, а для прохождения позднего периода эмбрионального развития контактная влага необходима. Положительная роль весеннего затопления яиц для их развития в свете полученных Л. А. Яхимович данных становится очевидной. Вместе с тем доказано, что под водой в условиях подходящей температуры и аэрации развитие яиц протекает нормально. Однако отрождения личинок под водой не происходит. Исследования Л. А. Яхимович делают понятным действие весеннего затопления, которое вызывает в одних случаях гибель запаса, в других — массовое отрождение личинок после половодья, в третьих — продолжительное, до самой осени, отрождение личинок.

Наши наблюдения за переживанием затопления во время паводков как саранчовых в стадии яйца, так и других насекомых, в том числе и таких, как личинки пластинчатоусых жуков, долгоносиков и щелкунов (проволочников), дают возможность значительно расширить сведения по этому вопросу. Влияние затопления на жизнь насекомых сказывается благодаря действию совокупности факторов и в первую очередь таких, как условия газообмена, температура, влажность, давление, условия передвижения и др. Однако особенно отчетливо проявляется влияние затопления на возможность существования насекомых при разной температуре. Собранные нами данные свидетельствуют о том, что пагубное действие половодья на численность популяций насекомых, обитающих на затопленных участках, весьма скоро проявляется при сравнительно высоких температурах, во всяком случае при температурах выше порога активной их деятельности. При низких температурах не только яйца саранчовых, но и личинки и даже взрослые насекомые многих видов сравнительно долгое время могут существовать под водой. Объяснение этого в первую очередь надо искать в изменении режима дыхания при разных температурах. При затоплении тех или иных участков для зимующих в воде насекомых создаются иные газовые условия, в частности сильно уменьшается количество кислорода. При низких температурах насекомые находятся в состоянии оцепенения, и процессы их дыхания значительно замедляются, стало быть, потребность их в кислороде естественно сокращается. Последнее обстоятельство дает возможность насекомым, пребывающим в состоянии оцепенения или диапаузы, находиться более продолжительное время под водой. По мере повышения температуры жизненные процессы насекомых активизируются, вместе с тем и потребность в кислороде увеличивается. Недостаток кислорода при этом вызывает у насекомых соответственные защитные реакции, в частности выход личинок из почвы, концентрацию их на повышенных элементах рельефа или даже всплывание на поверхность воды. Более длительное пребывание на

секомых в воде при таких условиях, естественно, приводит их к гибели. Приведенные наблюдения вполне согласуются с многочисленными данными о гибели саранчи во время паводков и вместе с тем подтверждаются экспериментальными исследованиями Л. А. Яхимович. Большинство авторов, разбирая роль паводков в лимитировании численности популяций саранчи, исходили из того, что затопление особенно пагубно действует на яйца, в которых эмбрионы находятся на более высоком уровне развития. В свете наших наблюдений, против такого утверждения возражать не приходится, ибо эмбриональное развитие саранчовых после зимовки яиц происходит уже при сравнительно высоких температурах, а большая степень развития эмбрионов саранчи является показателем того, что и половодье происходило при высоких температурах.

В работах упоминавшихся выше авторов приводятся также данные о замедленном, а в некоторых случаях, наоборот, ускоренном развитии саранчи в результате затопления ее яйцекладок. Такие явления нами наблюдались и у многих других видов насекомых. Ускоренное, дружное отрождение наблюдается преимущественно в тех случаях, когда половодье проходит при сравнительно низких температурах и продолжается короткое время. Как показывают многочисленные наблюдения, стимулирующим началом в таких случаях является контактная влажность, а также создание более или менее однообразного температурного режима, в частности равномерное прогревание верхнего слоя почвы. Замедленное развитие имеет место главным образом при паводках, когда на залитых участках вода задерживается более длительное время. Разные участки поймы заливаются водой в зависимости от микрорельефа на разное время, причем глубина водного слоя бывает весьма неодинаковой. В результате на различных участках почва прогревается в разной степени, а это, в свою очередь, приводит к неравномерному отрождению личинок или выходу имаго на этих участках. Наиболее позднее развитие наблюдается в тех случаях, когда вода задерживается на более длительное время.

## ВЫВОДЫ

1. В условиях поймы р. Днепра паводки имеют очень большое значение в жизни насекомых и, в частности, весьма существенно влияют на динамику численности популяций наземных видов. Действие паводков проявляется периодически, бывают они не ежегодно, к тому же продолжительность и интенсивность влияния их на жизнь насекомых очень изменчивы. Переживание насекомыми паводков существенно зависит от температурных условий. Необходимо различать паводки, проходящие при температурах ниже порога активной деятельности обитающих здесь насекомых (до 6—8°), и паводки, проходящие при более высоких температурах.

2. Существенное различие в переживании паводков наблюдается у насекомых, зимующих в почве и на ее поверхности. Эта разница объясняется как температурными условиями, так и составом фауны и особенно наличием в почве большого количества насекомых в стадии яйца, личинки или куколки.

3. В исследованном районе паводки в большинстве случаев проходят весной (март — апрель) при сравнительно низких и переменных температурах. Верхний слой почвы, в котором зимуют насекомые, до начала паводка не успевает прогреться, и температура в нем не поднимается выше порога развития или активной деятельности зимующих здесь насекомых. В этом случае муравьи, проволочники, личинки пластинчатоусых жуков, личинки долгоносиков и многие другие группы переживают паводок в состоянии оцепенения непосредственно на месте зимовки. В тех случаях, когда паводок проходит при сравнительно высоких температурах и, во всяком случае, выше порога активной деятельности насекомых или на залитых участках длительное время задерживается вода, в

результате чего она хорошо прогревается, а вместе с ней прогревается и верхний слой почвы, наблюдается передвижение зимующих в почве насекомых. Они мигрируют из нижних слоев почвы в верхние, концентрируются (особенно личинки) на поверхности почвы, а также на повышенных элементах нанно- и микрорельефа. При более высоких температурах и длительном затоплении многие насекомые этой группы гибнут, часть их всплывает на поверхность воды и переносится на некоторое расстояние течением. В таких условиях в массовом количестве гибнут также яйца многих наземных насекомых, в том числе и саранчовых.

4. Поведение насекомых, зимующих на поверхности почвы и в подстилке, весьма богато и разнообразно представленных в пойме (в исследованном районе насчитывается более 500 видов таких насекомых), существенно иное, но также зависит от температурных условий во время паводка. В тех случаях, когда вода прибывает при сравнительно высокой температуре, во всяком случае не ниже порога активной деятельности распространенных здесь видов, эти насекомые по мере поднятия воды, так же как и насекомые выше отмеченной группы, активно мигрируют к повышенным элементам рельефа. Но если вода прибывает при температурах ниже порога активной деятельности входящих в состав этой группы видов и насекомые находятся в состоянии оцепенения, они всплывают на поверхность воды и в большом количестве попадают в наносы. При повышении температуры всплывшие насекомые переходят в активное состояние и выбираются из воды. Насекомые, попавшие в наносы, со спадом воды покидают их и расселяются в определенных стациях.

5. Сравнение фаунистических данных, полученных в результате исследования наносов в рр. Днепре и Оке, показало большое сходство видового состава насекомых, что свидетельствует об общем происхождении распространенных здесь видов и аналогичных условиях существования. Вместе с тем это обстоятельство говорит также о большом значении течения рек в распространении насекомых.

6. Влияние затопления на жизнь насекомых сказывается благодаря действию совокупности факторов и в первую очередь таких, как давление, условия газообмена, влажность, температура, условия передвижения и др. Особенно отчетливо проявляется влияние затопления на возможность существования насекомых при разных температурах. Пагубное действие половодья на численность популяций насекомых весьма скоро сказывается при температурах, близких к оптимальным для их активной деятельности. Основным лимитирующим фактором жизненных процессов в таких условиях является отсутствие свободного, доступного для дыхания наземных форм кислорода на покрытых водой участках. При низких температурах процессы дыхания замедляются, потребность в кислороде уменьшается, яйца, личинки и даже взрослые насекомые многих видов сравнительно долго могут существовать под водой.

7. Паводок влияет на фенологию насекомых, вызывает дружное отрождение насекомых преимущественно в тех случаях, когда половодье проходит при сравнительно низких температурах и продолжается короткое время, причем стимулирующим началом является контактная влажность, а также создание более или менее однообразного температурного режима, в частности равномерного прогревания верхнего слоя почвы; замедленное развитие имеет место главным образом при средних паводках, когда на залитых участках вода задерживается на более длительное время. В зависимости от микрорельефа разные участки поймы заливаются водой на разное время, и глубина водного слоя бывает весьма неодинаковой. Все это, вместе взятое, приводит к тому, что на различных участках почва прогревается в разной степени. А это, в свою очередь, приводит к неравномерному отрождению личинок и выходу имаго в разных участках. Наиболее позднее развитие наблюдается в тех участках, где вода задерживается на более длительный период.

**Видовой состав насекомых, собранных в наносах р. Днепра в районе Киев—Канев**

| Виды насекомых | А | Б | В |
|---|---|---|---|
| **Blattodea** | | | |
| Blattidae | | | |
| Ectobius lapponicus L. | — | 1 | - |
| **Orthoptera** | | | |
| Gryllidae | | | |
| Gryllulus frontalis Fieb. | | 3 | 1 |
| Gryllus campestris L. | — | — | 1 |
| Gryllotalpidae | | | |
| Gryllotalpa gryllotalpa L. | 1 | 2 | 2 |
| Tridactylidae | | | |
| Tridactylus variegatus Latr. | — | 1 | 2 |
| Tetrigidae | | | |
| Tetrix subulata (L). | 2 | 2 | 1 |
| T. bipunctata (L.) | 1 | 2 | 1 |
| **Dermaptera** | | | |
| Labiduridae | | | |
| Labidura riparia Pall. | 1 | 2 | 1 |
| **Homoptera — Aucheno-rhyncha** | | | |
| Bythoscopidae | | | |
| Idiocerus scurra Germ. | 1 | 1 | 1 |
| I. lituratus Fll. | — | 1 | — |
| Agallia venosa Fall. | — | 1 | 1 |
| Eupterygidae | | | |
| Zygina sp. | — | 1 | 1 |
| **Hemiptera** | | | |
| Saldidae | | | |
| Saldula saltatoria (L.) | 2 | 2 | 2 |
| S. arenicola (Scholz.) | 1 | 2 | - |
| S. melanoscela (Fieb.) | — | 1 | — |
| Miridae | | | |
| Lygus pratensis (L.) | 1 | 2 | — |
| L. rubicundus (Fall.) | 1 | 1 | - |
| Nabidae | | | |
| Nabis ferus (L.) | 1 | 1 | |
| N. rugosus (L.) | 1 | 1 | — |
| Tingitidae | | | |
| Monanthia lupuli Fieb. | — | 1 | — |
| Pyrrhocoridae | | | |
| Pyrrhocoris apterus (L.) | 2 | — | — |
| Lygaeidae | | | |
| Lygaeus equestris (L.) | — | 1 | - |
| Geocoris ater (F.) | — | 1 | |
| Peritrechus nubilus (Fall.) | | 1 | 2 |
| Trapezonotus arenarius (L.) | 1 | 2 | 2 |
| Scolopostethus affinis (Schill.) | | 2 | — |
| Coreidae | | | |
| Ceraleptus gracilicornis (H.—S.) | - | 1 | — |
| Rhopalus parumpunctatus (Schill.) | — | 2 | — |
| Pentatomidae | | | |
| Eurygaster austriacus (Sch.) | — | 1 | — |
| Graphosoma italicum (Müll.) | - | 1 | — |
| Sciocoris distinctus Fieb. | 2 | 3 | 3 |
| Aelia acuminata (L.) | - | 1 | — |
| Ae. rostrata Boh. | 1 | 2 | — |
| Neottiglossa leporina (H.—S.) | - | 1 | |
| Palomena prasina (L.) | 1 | 2 | — |
| Caprocoris fuscispinus (Boh.) | — | 1 | — |
| Dolycoris baccarum (L.) | 2 | 2 | — |
| Piezodorus lituratus (F.) | | 1 | — |
| Rhaphigaster nebulosa (Poda) | - | 1 | - |
| Elasmucha betulae (De Geer.) | | 1 | - |
| Cydnidae | | | |
| Aethus nigrita (F.) | 2 | 4 | 5 |
| **Coleoptera** | | | |
| Cicindelidae | | | |
| Cicindela hybrida L. | | 1 | 1 |
| Carabidae | | | |
| Omophron limbatus F. | — | 1 | |
| Carabus granulatus L. | — | 1 | |
| C. clathratus L. | — | 1 | |
| C. cancellatus Dej. | — | 2 | |
| Dyschirius thoracicus Duft. | — | 3 | 3 |
| D. obscurus Gyll. | 2 | — | — |
| D. politus Dej. | 2 | — | — |
| D. nitidus Dej. | 2 | 1 | 3 |
| D. aeneus Dej. | 2 | - | - |
| D. rufoaeneus Chaud. | 1 | | - |
| D. globosus Herbst. | 5 | 3 | — |
| D. rufipes Dej. | — | 1 | |
| Dyschirius sp. | 1 | 5 | 3 |
| Clivina fossor L. | 5 | 4 | 3 |
| Broscus cephalotes L. | — | 1 | |
| Asaphidion pallipes Dft. | 1 | - | - |
| A. flavipes L. | — | - | 1 |
| Bembidion argenteolum Ahr. | 2 | | |
| B. striatum F. | 1 | 1 | 2 |
| B. velox L. | 1 | 1 | — |
| B. laticolle Duft. | — | - | 1 |

| Виды насекомых | А | Б | В |
|---|---|---|---|
| B. lampros Herbst. | 5 | 4 | 3 |
| B. ruficolle Ill. | — | 2 | 3 |
| B. dentellum Thunbg. | 2 | 1 | — |
| B. varium Ol. | 1 | 1 | 2 |
| B. semipunctatum Don. | — | 1 | — |
| B. andreae F. | — | 1 | 1 |
| B. minimum F. | 2 | 3 | 2 |
| B. tenellum Er. | 1 | 2 | 3 |
| B. gilvipes Sturm. | — | 3 | 3 |
| B. guttula F. | 1 | 2 | — |
| B. quadrimaculatum L. | 3 | 3 | 3 |
| B. articulatum Panz. | 3 | 2 | 1 |
| B. octomaculatum Goeze. | 2 | — | — |
| B. doris Panz. | 1 | — | — |
| B. assimile Gyll. | 3 | — | — |
| B. biguttatum F. | 3 | — | — |
| B. lunulatum Fourcr. | — | 2 | — |
| Bembidion sp. | — | 1 | 1 |
| Tachys bistriatus Duft. | 3 | 1 | 1 |
| Badister bipustulatus F. | 1 | — | — |
| B. unipustulatus Bon. | 1 | 1 | 1 |
| B. sodalis Duft. | — | 1 | — |
| B. peltatus Panz. | — | 2 | — |
| Oodes helopioides F. | 3 | 2 | 1 |
| Chlaenius nigricornis F. | 1 | — | — |
| Ch. nitidulus Schrank. | 2 | 1 | 1 |
| Ch. tristis Schall. | — | 1 | — |
| Panagaeus bipustulatus F. | — | 1 | — |
| P. crux-major L. | 1 | 1 | — |
| Agonum obacurum Herbst | — | 2 | — |
| A. assimile Payk. | 2 | 1 | — |
| A. longiventre Mannh. | — | 2 | — |
| A. livens Gyll. | — | 1 | — |
| A. impressum Panz. | 1 | 1 | 2 |
| A. sexpunctatum L. | 1 | 1 | — |
| A. viduum Panz. | 1 | 1 | — |
| A. lugens Duft. | — | 1 | — |
| A. gracile Gyll. | — | 1 | — |
| Poecilus cupreus L. | 3 | 3 | 2 |
| P. coerulescens L. | — | 1 | — |
| P. lepidus Leske. | — | 2 | — |
| P. sericeus Fisch.-W. | — | 1 | — |
| P. punctulatus Schall. | — | 1 | 1 |
| Pterostichus vernalis Panz. | 4 | 3 | 2 |
| P. nigrita F. | — | 2 | 1 |
| P. anthracinus Ill. | 2 | — | — |
| P. minor Gyll. | — | 1 | — |
| P. gracilis Dej. | — | 1 | — |
| P. strenuus Panz. | 2 | 1 | — |
| Amara rufipes Dej. | — | 1 | — |
| A. chaudoiri Hoch. | 1 | — | — |
| A. ovata F. | 1 | 1 | — |
| A. similata Gyll. | — | 1 | — |
| A. communis Panz. | — | 2 | — |
| A. lunicollis Schdt. | — | 2 | 2 |
| A. curta Dej. | — | 1 | — |
| A. aenea Deg. | 2 | 1 | 2 |
| A. spreta Dej. | 2 | | |
| A. famelica Zimm. | — | 1 | — |
| A. familiaris Duft. | — | 1 | 1 |
| A. tibialis Payk. | 3 | — | — |
| A. erratica Duft. | — | 2 | 2 |
| A. municipalis Duft. | — | 1 | — |
| A. bifrons Gyll. | — | 2 | 1 |

| Виды насекомых | А | Б | В |
|---|---|---|---|
| A. infima Duft. | — | 3 | 2 |
| A. jacovlevi Tschitsch. | 1 | — | — |
| A. apricaria Payk. | 1 | 1 | 1 |
| A. equestris Duft. | — | 1 | — |
| A. fulva Deg. | 2 | 1 | 1 |
| A. aulica Panz. | — | 1 | — |
| A. consularis Duft. | — | — | 2 |
| Amara sp. | — | 2 | — |
| Ophonus pubescens Müll. | — | 1 | — |
| O. griseus Panz. | — | 1 | 1 |
| O. calceatus Duft. | — | — | 1 |
| Anisodactylus binotatus F. | 2 | 1 | 1 |
| A. nemorivagus Duft. | 1 | — | — |
| A. signatus Panz. | 1 | 1 | 1 |
| Harpalus aeneus F. | 1 | — | — |
| H. distinguendus Duft. | 2 | 3 | 2 |
| H. rufus Brügg. | — | 2 | — |
| H. latus L. | — | 2 | — |
| H. rubripes Dft. | — | 3 | 2 |
| H. rufitarsis Dft. | — | 1 | — |
| H. politus Dej. | — | 2 | 1 |
| H. amplicollis Men. | — | 2 | — |
| H. flavicornis Dej. | — | — | 1 |
| H. anxius Dft. | 1 | 3 | 2 |
| H. luteicornis Duft. | 1 | 1 | — |
| H. serripes Quens. | — | — | 1 |
| H. servus Duft. | — | 1 | — |
| H. tardus Pz. | — | 1 | — |
| H. picipennis Duft. | 1 | 2 | 1 |
| Harpalus sp. | — | 1 | — |
| Stenolophus teutonus Schrnk. | 1 | 2 | 1 |
| S. discophorus Fisch. | 1 | — | — |
| S. mixtus Hbst. | — | 1 | 1 |
| Bradycellus collaris Pk. | 1 | 1 | 1 |
| B. verbasci Duft. | — | 1 | — |
| Acupalpus brunnipes Sturm. | — | 4 | 3 |
| A. meridianus L. | 3 | 2 | 2 |
| A. dorsalis F. | 2 | 1 | 2 |
| A. exiguus Dej. | 5 | 3 | 2 |
| Acupalpus sp. | — | 1 | 1 |
| Metabletus foveatus Geoffr. | 1 | 2 | — |
| M. obscuroguttatus Duft. | 1 | | — |
| M. pallipes Dej. | — | 1 | — |
| M. truncatellus L. | 1 | 1 | 1 |
| Microlestes maurus Sturm. | — | 4 | 3 |
| M. minutulus Goeze | 4 | 3 | 1 |
| Demetrias monostigma Sam. | — | 1 | — |
| Polystichus connexus Fourcr. | — | 1 | — |
| Brachynus crepitans L. | — | 1 | — |
| **Histeridae** | | | |
| Saprinus virescens Payk. | 1 | — | — |
| S. aeneus F. | 1 | | 2 |
| S. quadristriatus Hoffm. | | 1 | 1 |
| Hypocaccus decemstriatus Rossi | — | 1 | — |
| H. rubripes Er. | 3 | 1 | — |
| H. metallicus Hbst. | 2 | — | — |
| H. rugifrons Pk. | 2 | — | 1 |
| H. 4-striatus Hoff. | 1 | — | — |

| Виды насекомых | А | Б | В |
|---|---|---|---|
| Hister uncinatus Ill. | 1 | — | — |
| H. bipustulatus Schr. | 2 | 3 | 3 |
| H. bissexstriatus Fbr. | 1 | — | — |
| H. purpurascens Hrbst. | 1 | — | 1 |
| H. neglectus Germ. | 1 | — | — |
| H. praetermissus Payk. | 1 | — | |
| **Scarabaeidae** | | | |
| Psammobius canaliculatus Muls. | 1 | — | 1 |
| P. sulcicollis Ill. | 3 | 3 | 2 |
| Rhyssemus germanus L. | 3 | 2 | 3 |
| Pleurophorus caesus Panz. | 1 | — | — |
| Oxyomus silvestris Scop. | 2 | — | 1 |
| Aphodius distinctus Müll. | 1 | 1 | 2 |
| A. erraticus L. | 2 | 2 | 3 |
| A. fimetarius L. | — | 1 | 1 |
| A. fuscipennis Muls. | — | 1 | — |
| A. granarius L. | 3 | — | 2 |
| A. immundus Creutz. | — | — | 1 |
| A. kraatzi Har. | 2 | 1 | 1 |
| A. linearis Reiche. | 2 | 1 | 2 |
| A. luridus Fabr. | — | 1 | 1 |
| A. melanostiticus W. Schm. | 1 | 1 | 2 |
| A. merdarius F. | — | 1 | 1 |
| A. niger Panz. | 3 | 2 | 2 |
| A. plagiatus L. | 4 | 2 | 5 |
| A. pusillus Hbst. | 3 | | 3 |
| A. prodromus Brahm. | 2 | 1 | 2 |
| A. 4-guttatus Hbst. | — | — | 1 |
| A. sphacelatus Panz. | 1 | — | — |
| A. subterraneus L. | 2 | 1 | 3 |
| A. tristis Panz. | 2 | — | 2 |
| A. varians Duft. | 3 | 3 | 5 |
| Aphodius sp. | — | 2 | 2 |
| Aegialia rufa Fabr. | — | — | 1 |
| Heptaulacus sus Hbst. | — | | 1 |
| Oniticellus fulvus Goeze. | — | — | 1 |
| Onthophagus austriacus Panz. | — | 1 | — |
| O. fracticornis Preyssl. | — | 1 | 1 |
| O. furcatus F. | — | | 1 |
| O. nuchicornis L. | 2 | 1 | 3 |
| O. ovatus L. | — | 1 | 1 |
| O. taurus L. | 1 | 1 | — |
| Caccobius schreberi L. | 2 | 1 | 2 |
| Copris lunaris L. | — | 1 | — |
| Maladera holosericea Scop. | — | — | 1 |
| Melolontha sp. | 1 | — | — |
| **Silphidae** | | | |
| Silpha carinata Hbst. | — | 1 | — |
| Phosphuga atrata L. | — | 1 | 1 |
| **Staphylinidae** | | | |
| Phyllodrepa salicis Gyll. | 1 | — | |
| Planeustomus sp. | — | 1 | 2 |
| Acrognathus mandibularis Gyll. | 1 | — | — |
| Coprophilus striatulus F. | — | — | 1 |

| Виды насекомых | А | Б | В |
|---|---|---|---|
| Thinophilus sp. | — | 2 | |
| Trogophloeus foveolatus Sahlb. | 5 | — | — |
| T. gracilis Munh. | 3 | — | — |
| Oxytelus insecatus Grav. | 1 | — | 1 |
| O. nitidulus Grav. | 3 | 2 | 1 |
| O. opacus Baudi. | 2 | 1 | — |
| O. rugosus F. | 4 | 2 | 3 |
| O. tetracarinatus Block. | 2 | — | — |
| O. tetratoma Czwalina | 1 | — | — |
| Oxytelus sp. | — | 2 | — |
| Platystethus cornutus Grav. | 2 | 2 | 3 |
| P. nitens Sahlb. | 4 | 3 | 5 |
| P. nodifrons Sahlb. | 1 | — | — |
| Bledius atricapillus Grm. | 2 | — | — |
| B. cribricollis Heer. | 1 | — | — |
| B. femoralis Gyll. | — | 2 | 3 |
| B. opacus Block. | | 1 | — |
| B. pallipes Grav. | 1 | — | — |
| B. spectabilis Kr. | 1 | — | |
| B. tricornis Hrbst. | — | 1 | 3 |
| B. unicornis Grm. | — | — | 3 |
| Bledius sp. | — | 3 | 3 |
| Stenus ater Munh. | 1 | — | |
| S. bimaculatus Gyll. | — | 1 | — |
| S. biguttatus L. | 2 | — | — |
| S. calcaratus Scribs. | 1 | — | — |
| S. incanus Er. | 3 | — | — |
| S. nigritulus Gyll. | 2 | — | — |
| Stenus sp. | — | 2 | 3 |
| Euaesthetus bipunctatus F. | 1 | — | — |
| Paederus fuscipes Curt. | 2 | 1 | — |
| P. litoralis Grav. | 2 | — | — |
| P. riparius L. | 2 | 1 | 2 |
| Paederus sp. | 1 | — | — |
| Stilicus geniculatus Er. | 1 | — | — |
| S. similis Er. | 1 | — | — |
| Scopaeus gracilis Sperk. | 2 | — | |
| Lathrobium brunnipes F. | 2 | 2 | — |
| L. elongatum L. | 2 | 1 | 2 |
| L. filiforme Grav. | 1 | 2 | — |
| L. longulum Grav. | 1 | 1 | 1 |
| L. quadratum Payk. | 2 | — | — |
| L. terminatum Grav. | 1 | — | — |
| Lathrobius sp. | — | 1 | — |
| Cryptobium fracticorne Payk. | 2 | — | 1 |
| Xantholinus augustatus Steph. | — | — | 1 |
| X. graecus Kr. | — | 1 | 1 |
| X. linearis Ol. | — | — | 1 |
| X. longiventris Heer. | 1 | — | — |
| Rabigus pullus Nordm. | 1 | — | — |
| Gabrius nigritulus Grav. | 1 | | 1 |
| G. vernalis Grav. | 1 | | |
| Philonthus atratus Grav. | — | | 1 |
| Ph. micans Grav. | 2 | | — |
| Ph. pullus Nordm. | — | — | 1 |
| Ph. quisquiliarius Gyll. | — | 1 | 2 |
| Ph. tenuis Fabr. | — | 1 | — |
| Actobius cinerascens Grav. | 2 | | — |
| Staphylinus erythropterus L. | — | 1 | — |

| Виды насекомых | А | Б | В |
|---|---|---|---|
| Heterothops dissimilis Grav. | — | — | 1 |
| Mycetoporus longicornis Mäkl. | 1 | — | — |
| Tachyporus chrysomelinus L. | 1 | — | — |
| T. nitidulus F. | 2 | — | — |
| Tachinus discoideus Er. | — | — | 1 |
| Astilbus canaliculatus F. | 2 | 1 | — |
| Atheta sp. | 2 | 1 | 2 |
| Myrmedonia limbata Payk. | 2 | 1 | 1 |
| M. lugens Grav. | — | — | 1 |
| Oxypoda sp. | 1 | — | — |
| Aleochara brevipennis Grav. | 2 | — | — |
| A. lata Grav. | — | — | 1 |
| **Elateridae** | | | |
| Agriotes lineatus L. | 3 | 3 | 3 |
| A. obscurus L. | 3 | 2 | 2 |
| A. sputator L. | 2 | 2 | 2 |
| Dasterius bimaculatus Rossi | — | 3 | 4 |
| Limonius aeruginosus Ol. | 2 | 1 | 1 |
| Cardiophorus cinereus Hbst. | — | 1 | 1 |
| C. equiseti Hbst. | — | 1 | 1 |
| Cryptohypnus pulchelus L. | 1 | 1 | — |
| C. 4-pustulatus F. | 1 | — | — |
| **Heteroceridae** | | | |
| Heterocerus fossor Kiesw. | — | — | 2 |
| H. fenestratus Thunb. | — | — | 1 |
| H. pruinosus Kiesw. | — | 1 | 2 |
| **Dermestidae** | | | |
| Dermestes laniarius Ill. | — | 1 | — |
| D. mustelinus Er. | — | 1 | 1 |
| Dermestes sp. | 1 | 1 | 1 |
| **Cleridae** | | | |
| Stigmatium mutillarium F. | — | 1 | — |
| Necrobia violacea L. | 1 | — | — |
| **Nitidulidae** | | | |
| Soronia grisea L. | 1 | — | — |
| Omosita colon L. | 2 | — | — |
| **Cryptophagidae** | | | |
| Atomaria sp. | — | 1 | — |
| **Coccinellidae** | | | |
| Hyppodamia tredecimpunctata L. | — | 1 | — |
| Anisosticta novemdecimpunctata L. | 1 | 2 | 1 |
| Adonia variegata Goeze | | | |
| Adalia bipunctata L. | — | 1 | — |
| Coccinella 7-punctata L. | 2 | 2 | 1 |
| C. 5-punctata L. | 1 | 1 | — |
| C. lutschniki D. | — | — | 1 |
| C. 14-pustulata L. | 1 | 2 | 1 |
| Calvia 14-guttata L. | — | — | 1 |
| Propylaea 14-punctata L. | 1 | 2 | 1 |
| Exochomus 4-pustulatus L. | — | 1 | — |
| **Anthicidae** | | | |
| Notoxus monoceros L. | 3 | 3 | 3 |
| Endomia tenuicollis Rossi | 3 | 2 | 1 |
| Anthicus hispidulus Rossi | 2 | 1 | 1 |
| A. antherinus L. | 3 | 2 | 2 |
| Anthicus sp. | 1 | — | — |
| **Tenebrionidae** | | | |
| Melanimon tibiale F. | 1 | 3 | 5 |
| Opatrum sabulosum L. | 1 | 3 | 3 |
| Gonocephalum pusilum F. | — | — | 1 |
| **Chrysomelidae** | | | |
| Lilioceris merdigera L. | 1 | — | — |
| Crioceris 12-punctata L. | 1 | — | — |
| Pachnephorus pilosus Rossi | — | 2 | 3 |
| Chrysomela sanguinolenta L. | 1 | 1 | — |
| Ch. limbata F. | 2 | — | — |
| Ch. staphylea L. | 2 | — | — |
| Ch. violacea Müll. | 1 | — | 1 |
| Ch. varians Schall. | 1 | — | — |
| Ch. graminis L. | 1 | 1 | — |
| Ch. polita L. | 1 | — | 1 |
| Melasoma vigintipunctata L. | 1 | — | — |
| M. saliceti Wse. | 2 | 1 | 1 |
| M. tremulae F. | 1 | — | — |
| Gastroidea polygoni L. | — | — | 1 |
| Prasocuris phellandrii L. | 1 | — | 1 |
| Phaedon cochleariae F. | 2 | 1 | — |
| Galerucella nymhaeae L. | 1 | 1 | — |
| G. calmariensis L. | — | 1 | — |
| Podagrica fuscicornis L. | 1 | — | — |
| Epithrix pubescens Koch. | 1 | 2 | 1 |
| Lythraria salicariae Payk. | 1 | 2 | 2 |
| Chalcoides fulvicornis F. | 1 | 1 | 1 |
| Ch. plutus Latr. | 1 | 1 | — |
| Ch. aurata Marsh. | — | 1 | 1 |
| Chaetocnema concinna Marsh. | 3 | 1 | 1 |
| Ch. meridionalis Foudr. | 1 | 2 | — |
| Ch. mannerheimi Gyll. | 1 | 1 | — |
| Ch. aridula Gyll. | 1 | 1 | 1 |
| Ch. hortensis Geoffr. | 2 | 1 | 1 |
| Ch. aerosa Letzn. | 3 | 1 | — |
| Psylliodes attenuata Koch. | 1 | 1 | 1 |
| P. affinis Payk. | 1 | — | — |
| Haltica saliceti Ws. | 1 | 1 | — |
| H. tamaricis Schrank | 1 | — | — |

| Виды насекомых | А | Б | В |
|---|---|---|---|
| H. oleracea L. | — | — | 1 |
| Phyllotreta ochripes Curt. | 3 | 1 | — |
| Ph. exclamationis Thunb. | 1 | — | — |
| Ph. flexuosa Ill. | 1 | 1 | — |
| Ph. tetrastigma Com. | 2 | 1 | 1 |
| Ph. vittula Rdt. | 1 | 2 | 1 |
| Ph. undulata Kutsch. | 1 | 1 | 1 |
| Ph. atra et cruciferae F. | 1 | 1 | — |
| Aphthona lutescens Gyll. | 3 | 2 | 1 |
| A. nonstriata Goeze. | 1 | 1 | 1 |
| A. violacea Koch. | 2 | 1 | — |
| Longitarsus suturellus Duft. | 1 | 1 | — |
| L. melanocephalus De Geer. | 1 | 2 | 1 |
| L. nasturtii F. | 1 | 1 | 2 |
| L. holsaticus L. | 1 | 1 | — |
| L. pinguis Ws. | 1 | — | — |
| Pilemostoma fastuosa Schall. | 2 | — | 1 |
| Cassida murraea L. | 1 | 2 | 1 |
| C. flaveola Thunb. | 3 | 1 | 1 |
| C. nebulosa L. | 1 | 1 | 1 |
| C. nobilis L. | 3 | 1 | 2 |
| **Curculionidae** | | | |
| Otiorrhynchus ovatus L. | — | 2 | 1 |
| Mylacus rotundatus F. | | | 1 |
| Strophosomus rufipes Steph. | — | — | 1 |
| S. albolineatus Seidl. | — | 1 | — |
| Sitona lineatus L. | 2 | — | — |
| S. suturalis Steph. | 2 | — | — |
| S. crinitus Ol. | 2 | 1 | 1 |
| Trachyphloeus sp. | — | — | 1 |
| Tanymecus palliatus F. | — | — | 1 |
| Cyphocleonus altaicus Gebl. | 1 | — | — |
| Cleonus piger Scop. | — | — | 1 |

| Виды насекомых | А | Б | В |
|---|---|---|---|
| Lepyrus palustris Scop. | — | — | 1 |
| Phytonomus adspersus F. | 1 | — | — |
| Ph. pedestris Payk. | 1 | — | — |
| Thryogenes festucae Hbst. | — | — | 1 |
| Notaris scirpi F. | — | — | 1 |
| N. bimaculatus F. | 1 | — | — |
| N. acridulus L. | 4 | 2 | 1 |
| Dorytomus affinis Payk. | — | — | 1 |
| Bagous nigritarsis Thoms. | 3 | — | |
| B. frit Hbst. | — | 1 | |
| Cidnorrhinus quadrimaculatus L. | — | 1 | — |
| Rhinoncus bruchoides Hbst. | 1 | — | — |
| Rh. castor F. | 1 | 1 | — |
| Rh. incospectus Hbst. | 2 | — | — |
| Rh. pericarpius L. | 1 | — | — |
| Rh. perpendicularis Reich. | 1 | — | — |
| Ceutorrhinchus arcuatus Hbst. | 1 | 1 | — |
| C. scapularis Gyll. | 1 | — | — |
| Baris lepidii Germ. | 2 | 2 | 1 |
| Limnobaris pilistriata Steph. | 2 | — | |
| Sphenophorus striatopunctatus Goeze. | — | — | 1 |
| Elleschus infirmus Hbst. | 3 | | |
| Tychius 5-punctatus L. | | 1 | — |
| T. tomentosus Hbst. | — | — | 1 |
| T. medicaginis Bris. | 1 | — | 1 |
| Miccotrogus picirostris L. | 1 | — | — |
| Gymnetron beccabungae F. | — | 1 | |
| Nanophyes marmoratus Goeze. | 1 | | |
| Apion seniculus Kirb. | 1 | | |
| Deporaus betulae L. | — | — | 1 |

Примечание. В списке приводим только наземные формы. Количество насекомых указано в баллах пятизначной шкалы: 1 — встречались отдельные экземпляры, 2 — редко, но в заметном количестве, 3 — обычно, 4 — часто, в большом количестве, 5 — в массовом количестве. Место взятия проб: А — Киев, Конча-Заспа, 1939 г., 4 пробы; Б — Канев, о-в Заречье, 1946—1947 гг., 25 проб; В — Канев, Днепр от пристани до с. Пекари, 1946—1947 гг., 11 проб. Кроме автора, в определении насекомых принимали участие К. В. Арнольди, О. Л. Крыжановский и С. И. Медведев (Carabidae), Я. Д. Киршенблат (Staphylinidae), Д. А. Оглоблин и Н. Д. Глобова (Chrysomelidae), Ф. К. Лукьянович и Н. Д. Глобова (Curculionidae), С. И. Медведев и Е. Н. Савченко (Scarabaeidae). Всем вышеупомянутым лицам автор приносит свою искреннюю благодарность.

## Литература


Артемевский А., 1932. Исследование весеннего половодья на р. Днепре у гор. Киева за период 1877—1932 гг., Повідь 1931 р. у Києві, изд. Горсовета.

Атлас максимальных снегозапасов Европейской части СССР за период 1892—1944, Гидрометеоиздат, М.— Л., 1946.

Беклемишев В. и Четыркина И. 1935. К биологии половодья. О судьбе дождевых червей во время весеннего половодья, Вопросы экологии и биоценологии.

Броун Н. Н., 1928. Климатическая зональность в связи с почвами и растительностью, Тр. по с.-х. метеорол., XX.

Водный кадастр Союза ССР. Материалы по режиму рек СССР, Гидрометеоиздат, Л., 1940—1941.
Вознесенский А. В., 1930. Карта климатов СССР, Тр. по с.-х. метеорол., XXI.
Естественно-историческое районирование СССР, Изд-во АН СССР, 1947.
Зайков Б. Д., 1945. Внутригодовое распределение стока по территории Европы, Свердловск — М.
Захаров Л. З., 1932. Весеннее обследование залежей кубышек азиатской саранчи и его задачи, Защита раст., № 2.— 1939. Динамика размножения и накопления азиатской саранчи в плавнях Кубани и Приазовья, Социалистическое зерновое хозяйство, № 4.— 1946. Основные закономерности развития нижневолжских очагов азиатской саранчи, Зоол. журн., т. XXV, вып. 1.
Золотарев Е. Х., 1931. Нужно ли весеннее обследование залежей кубышек азиатской саранчи в плавневых условиях?, Защита раст., т. VIII, вып. 1.
Климатический атлас Российской империи, СПб., 1900.
Криштальо О. П., 1936. Аналіз ентомофауни грунтів долини Дніпра, Наук. зап. Київськ. держ. ун-ту, Нова серія, т. II, № 2.— 1937. До вивчення фауни лугів долини Дніпра, Зб. праць Середньодніпровськ. держ. заповідника, вып. 1, Київ.
Кожанчиков И. и Михайлова Т., 1935. Физиологические условия устойчивости гусениц стеблевого (кукурузного) мотылька к пребыванию под водой, Тр. по защите раст., Серия 1, вып. 14.
Куликовский Е., 1897. Материалы для фауны Coleoptera южной России, Зап. Новороссийск. об-ва естествоиспыт., т. XXI, вып. 1.
Линдеман К. Э., 1883. Саранча в Донской области, Русск. вестн., № 9—12.
Личков Б. Л., 1922. Естественные районы Украины, Киев.
Максимович Н. И., 1901. Днепр и его бассейн, Киев.
Материалы по режиму рек СССР, т. I—VII, Гидрометеоиздат, М.— Л., 1939—1941.
Михельсон И., 1922. Наблюдения над перелетной саранчой, Изв. Моск. энтомол. об-ва, № 2 (1).
Назаров В. А., 1940. Взаимоотношения между стоком р. Днепр и основными климатическими факторами, Метеорол. и гидрол., № 4.
Нариси економічної географії Української Радянської Соціалістичної Республіки, изд. АН УРСР, т. I, 1949.
Небольсин С. И., 1918. Атлас карт среднего распределения атмосферных осадков в Европейской России за отдельные месяцы и за год по наблюдениям 1888—1912, М.
Никольский В. В., 1925. Азиатская саранча, Изд-во «Новая деревня», М.— Л.
Олсуфьев Н. Г., 1930. К вопросу о периодичности азиатской саранчи, Тр. по защите раст., Серия энтомол., т. I, вып. 1.
Передельский А. А., 1948. Поймы как арена, а паводки как фактор эволюционного процесса, Изв. АН СССР, серия биол., № 6.— 1949. Экспериментальное исследование приспособлений насекомых к паводкам, ДАН СССР, т. LXV, № 5.
Предтеченский С. А., 1928. Саранчевые нижнего Поволжья, Зап. Астрах. станции защиты раст., т. II, вып. 1.
Режим стока верхнего и среднего Днепра, Харьков — Киев, 1932.
Рекало Е., 1897. Борьба с саранчей в дельте Дуная, изд. департ. земледелия.
Россиков К. Н., 1899. Перелетная, или азиатская, саранча, Тр. Бюро энгомол., I, II.
Сент-Илер К., 1925. Пойменные леса и условия развития в них фауны и флоры, Нар. хоз-во ЦЧО, № 3.
Силантьев И. М., 1935. Значение мочки конопли в системе мероприятий по борьбе со стеблевым (кукурузным) мотыльком, Тр. по защите раст., серия I, вып. 14.
Скалов Ю. Ю., 1928. Перелетная саранча и меры борьбы с нею на Кубани за период с 1874 по 1927 гг., Изв. Сев. СТАЗР, Ростов-на-Дону.
Троицкий В. А., 1948. Гидрологическое районирование СССР, Изд-во АН СССР.
Чеботарев Н. П., 1937. Определение максимальных расходов вод для рек Украины, Метеорол. и гидробиол., № 4—5.
Шумаков Е. М., 1950. Закономерности массовых размножений стадных саранчовых, Тез. докл. II Экол. конф. по проблеме «Массовые размножения животных и их прогнозы», ч. 1.
Шумаков Е. М. и Яхимович Л. А., 1950. Особенности эмбрионального развития азиатской саранчи в связи с некоторыми условиями внешней среды, Зоол. журн., т. XXIX, вып. 4.
Щербаков Ф. С., 1905. Об исследовании окского наноса в Серпуховском уезде Московской губернии, Дневник Зоол. отд. имп. об-ва любит. естествозн., антропол. и этногр., т. III, вып. 6.
Яковлев А. Н., 1902. Перечень жесткокрылых, собранных Л. К. Круликовским в окр. г. Малмыжа Вятской губ. в 1896—1899 гг. и ранее, Тр. Русск. энтомол. об-за, т. XXXV.
Яхимович Л. А., 1950. Экология и развитие яйца азиатской саранчи, Тез. докл. II Экол. конф. по проблеме «Массовые размножения животных и их прогнозы», ч. 1.
Alle W. C., 1931. Animal aggregation, Chicago

Barber G. W. a. Dicke F. F., 1939. Effect of temperature and moisture on overwinterings pupal of the corn earworm in the N. States, J. Agr. Res., 59.
Bodine, 1928. The anaerobic metabolism of an insect (Orthoptera), Biol. Bull.
Calvino M., 1922. Un triunfo de la observacion inteligente sobre el «passador» de tabaco, Rev. Agr. Com. y. Trab. Guba, 5 (Ref. Rev. App. Entomol.).
Cameron A. E., 1913. General survey of the insect fauna of the soil within a limited area near Manchester, J. Econ. Biol., 8.
Hyslop J. A., 1915. Wireworms attacking cereal and forage crops, U. S. Dep. Agr. Bull., 153.
Lane M. C. a. Jones E. W., 1936. Flooding as a mean of reducing wireworm infestations, J. Econ. Entomol., 29.
Lyonnet, 1762. Traité anatomique de la chenille qui ronge la bois du saule.
Miwa Y. a. Yanagihara M., 1929. The effect of elaterid beets on sugar cane planting in Formosa, J. Trop. Agr. Japan, 1 (Ref. Rev. App. Entomol.).

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIV 1955 ВЫП. 1

# ПОЧКОВАЯ ЛИСТОВЕРТКА (TMETOCERA OCELLANA F.) КАК МАССОВЫЙ ВРЕДИТЕЛЬ ПЛОДОВЫХ ДЕРЕВЬЕВ В ВОСТОЧНОЙ СИБИРИ

Л. В. ВОРЖЕВА

Зоологический институт АН СССР

Tmetocera ocellana F. (=Tortrix, Grapholitha, Eucosma, Olethreus, Spilonota ocellana). Русские названия: паразборчивая листовертка (Порчинский, 1886), глазастая узлоусая (Ламперт и Кузнецов, 1913), почковая вертунья (Новопольская, 1925; Плотников, 1926), почковая листовертка (Филипьев, 1928).

Распространена в Северной Америке, Средней и Южной Европе, Средней Азии, Восточной Сибири. В садах Юга Европейской части Советского Союза листовертка неоднократно отмечалась как массовый вредитель. Так, например, С. А. Мокржецкий указывал на появление T. ocellana F. в садах бывш. Таврической губернии (Мокржецкий, 1913), В. В. Добровлянский — в Киевской (Добровлянский, 1913). По данным Н. А. Гроссгейм (1933), эта листовертка сильно размножилась в 1925—1928 гг. в садах бывш. Харьковской губернии; по утверждению В. А. Тюменевой (1937) — в садах Славянского района Краснодарского края. В последние годы (1951—1953) этот вид стал известен как массовый во многих районах страны, но особенно большой ущерб причиняет он садам Астраханской и Иркутской областей.

Несмотря на сказанное, морфология и образ жизни почковой листовертки изучены слабо. Нередко наряду с отрывочными фаунистическими сведениями приводятся противоречивые или ложные данные по биологии вредителя. Так, в западноевропейской литературе обычно неверно указываются зимующие стадии, места зимовки и т. д. (Taschenberg, 1879). Ошибочные сведения о зимующей стадии были даны и отечественными энтомологами (Холодковский, 1912; Кеппен, 1883). Довольно подробно морфология и биология европейской формы T. ocellana на основе личных наблюдений и экспериментов описаны в работах Е. В. Новопольской (1925) и Р. Висманна (R. Wiesmann, 1927).

Почковая листовертка изучалась нами в течение 1950—1953 гг. Стационарным местом наблюдения была экспериментальная база Восточно-Сибирского филиала АН СССР в 7 км от г. Иркутска. Материалы были представлены также из плодово-ягодных садов Приангарья и Прибайкалья, в административном отношении принадлежащих к Иркутской области.

## Описание вида

Бабочка (рис. 1). Голова и брюшко серокоричневого цвета. Брюшко покрыто блестящими свинцовыми чешуйками, расположенными густыми поперечными рядами. На груди, под такими же рядами, лежит слой темнокоричневых чешуек.

Нижняя сторона тела серого цвета, концевые сегменты коричневые. У основания усиков самца расположены лопастевидные губные щупальцы, покрытые волосками серого цвета. Общий фон переднего крыла серосвинцовый. Прикорневое поле темнокоричневое, выдается острием к наружной части крыла, занимая треть его. Прикорневое поле ограничено широкой свинцово-серой полосой, на которой местами лежат пятна и темные штрихи. На дорсальной стороне крыла, ближе к заднему краю, расположено темное коричневое пятно треугольной формы, оно отделено светлым промежутком от темносерой срединной перевязи. У вершины крыла имеется овальное темное пятно, окаймленное свинцовыми линиями; внутри его — несколько черных поперечных мазков.

Рис. 1. Почковая листовертка Tmetocera ocellana F. Самец (ориг.)

У самок все компоненты рисунка переднего крыла выражены отчетливее, с резко очерченными краями. Бахрома крыла одного цвета с темным рисунком. Задние крылья — серые, с коричневым отливом, у основания покрыты нежными серыми волосками.

Жилкование заднего крыла у самца своеобразно: M и C дают ответвления, которые пересекаются (рис. 2). Размах крыльев у самцов — 14—16 мм, у самок — 16—18 мм. Длина тела 6—6,5 мм.

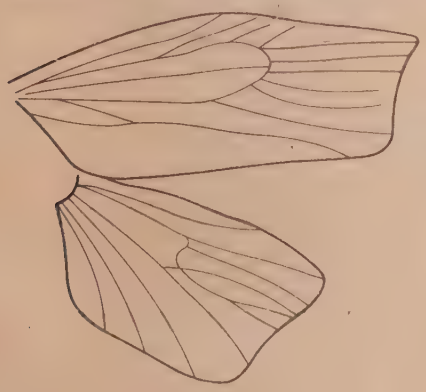

Рис. 2. Жилкование крыла самца (по Escherich)

В общем окраска переднего и заднего крыльев у сибирской формы темнее, чем окраска крыльев листовертки из Европейской части СССР. Прикорневое поле у первой никогда не бывает ограничено белой полосой, срединная полоса на переднем крыле грязно-белая.

Яйцо. Длина — 1 мм, ширина — 0,7—0,9 мм. Сторона в месте прикрепления к листу — плоская, противоположная — выпуклая. Цвет яйца грязно-серый; хорион из мелких ячеек неправильной формы.

Гусеница, только что отродившаяся, несколько более 1 мм длиной, белого цвета с желтым оттенком. Тело покрыто довольно длинными волосками.

Взрослая гусеница светлокоричневого цвета, с блестящими черными головой и затылочным щитком; последний по переднему краю окрашен в бурожелтый цвет. Длина — от 10 до 13 мм, ширина — 2—2,5 мм.

Сегменты гусеницы окрашены однотонно, только межсегментальные участки темные, почти черные. Последний сегмент более светлый, несет анальный щиток черного цвета. На нем располагаются длинные коричневые щетинистые волоски. На спинной стороне посегментно находятся плохо заметные черные бородавки, которые несут очень слабо окрашенные, довольно длинные волоски. Такие же волоски имеются и на бородавках, расположенных по плейритам (рис. 3). Волоски тергитов расположены на бородавках попарно; начиная с тергита VIII они плохо

заметны. Ноги бурые или черные, все элементы их снабжены редкими волосками. Ложные ноги — желтые, на подошве их располагаются венчиком крючочки; они имеют более темный цвет, чем ложные ноги, и направлены внутрь. Брюшные сегменты несут стигмы, за исключением последнего, на котором располагается анальный щиток со щетинками.

Черепная коробка. Размер головной капсулы 1,5—1,8 мм. С затылочной стороны несет затылочный щиток черного цвета. На спинной стороне щитка — желтый рисунок. Темя, щеки, боковые лобные склериты, а также лоб — черного цвета; темя — с бронзовым отливом. Боковые лобные склериты несут в своей нижней части щетинки.

Сегменты и склериты головы в небольших, близко расположенных друг к другу ямках. Наличник желтый, отчетливо разделен на верх-

Рис. 3. Гусеница почковой листовертки (ориг.)

нюю и нижнюю части, первая несет незначительное количество щетинок. Усики желтые, короткие. Верхняя губа усажена светлыми щетинками. Жвалы с пятью зубцами, близко придвинуты друг к другу. Нижняя губа развита.

Куколка (рис. 4). Передний конец только что вышедшей куколки окрашен в черный цвет, задний — желтовато-бурый. Позже межсегментальные участки становятся темными, почти черными. На шкурке куколки после вылета бабочки темная окраска между сегментами сохраняется только на спинной стороне, и куколка становится темнокоричневой. При рассмотрении переднего конца куколки отчетливо видны лоб, темя, наличник.

Рис. 4. Куколка почковой листовертки спереди (ориг.)

Глаза сливаются с защечными склеритами. Губы и челюсти не различимы. Усики хорошо видны только у основания, тянутся вдоль крыльев. Все три пары конечностей окрашены в желтый цвет, задние не закрыты передними крыльями. Ложные ноги едва заметны. На спинной стороне сегментов куколки, начиная со II, сидят шипики, от двух до семи; они расположены в два ряда; у переднего края сегмента шипики значительно крупнее, у заднего мельче, на VIII, IX, X сегментах[1] по одному ряду. Длина куколки самца — 7—9 мм, самки — 8—10 мм.

## Биология почковой листовертки

В Прибайкалье почковая листовертка имеет два поколения в году, зимуют гусеницы IV возраста. В конце сентября такие гусеницы встречались в сухих свернутых листьях, которые еще не упали с дерева, под листом, который случайно задержался на ветке, а также под чешуйками почек. Наши наблюдения показывают, что утверждение М. И. Поповой и В. Н. Соболева (1951) о зимовке гусеницы Tmetocera ocellana F. на стволах и редко под листом на ветке не является обязательным для Прибайкалья.

[1] По Н. М. Кулагину, на VIII сегменте — по два ряда.

Здесь зимовка происходит преимущественно у почек, под листом плодовых деревьев, о чем свидетельствуют полученные нами данные. Всего весной 1953 г. нами было собрано 527 гусениц. Из них под листом яблони, у почки зимовали 302, под листьями гнезда боярышника — 50, под листом, у разветвленного побега — 153, под корой, на стволе — 20, под чешуйками почек — две.

Гнезда зимующих гусениц хорошо заметны ранней весной и поздней осенью на безлистых деревьях. Имеются случаи размещения гусениц T. ocellana F. под одним листом с гусеницей смородиновой листовертки (Pandemis ribeana Hb.), но гнезда с таким типом расселения гусениц составляют не более 7—10% общего числа зимующих гнезд. Листовертка использует на деревьях главным образом сухие листья среднего яруса, особенно молодых побегов. Гусеница помещается на ветвь с верхней стороны, где лист покрывает ее полностью. Она находится в плотном коконе, инкрустированном экскрементами, нижняя стенка которого очень прочно крикреплена к ветке. Кокон открыт с обеих сторон.

Таблица 1

**Степень выживаемости гусениц в зимы 1950—1953 гг.**

| Время вскрытия кокона | Общ. число вскрытых коконов | Число мертвых гусениц | |
|---|---|---|---|
| | | абс. | % |
| 14.IV 1951 . | 216 | 16 | 7,3 |
| 16.IV 1952 . | 403 | 21 | 6,2 |
| 8.IV 1954 . | 378 | 12 | 3,1 |

Гусеница почковой листовертки переносит весьма низкую температуру сибирской зимы, давая незначительный процент смертности (табл. 1).

Как видно из табл. 1, гибель гусениц почковой листовертки зимой значительно меньше, чем это имеет место в отношении многих листоверток Прибайкалья.

Среди погибших гусениц имеются зараженные Chelonus nigrinus Jur.

В Прибайкалье весной гусеницы покидают гнезда поздно. Так, например, в 1951 г. они оставили коконы и перешли на почки деревьев 14—17 мая; в 1952 г. — только в 20-х числах мая; в 1953 г. гусеницы найдены в почках 13 мая — значительно позднее нападения этой листовертки на деревья Европейской части Советского Союза. Как указывает в своей работе Е. В. Новопольская (1925), переход гусениц с мест зимовки на молодые листочки яблони происходит там в середине апреля.

Переход гусениц с мест зимовки на почки совершается быстро, в течение нескольких часов. Этот период не может быть отмечен как период для наиболее эффективной борьбы с вредителем.

Покидая места зимовок, бо́льшая часть гусениц выходит из коконов, вползая на прошлогодние листья, закрывающие коконы, и начинает питаться почками деревьев. Некоторые гусеницы питаются почками, не покидая кокона. К моменту выхода гусениц разнообразные сорта яблонь находятся на различных стадиях развития (табл. 2).

Ранее других развивается в Прибайкалье сорт яблони ренет Пурпурный, который и служит главным объектом для нападения листовертки.

Приблизившись к почке, гусеница вгрызается в нее, проделывая входное отверстие. Входное отверстие бывает на вершине или сбоку почки и имеет вид ямки в несколько миллиметров глубиной. На месте раны выступает капелька сладкого, клейкого сока, что и указывает на присутствие в почке гусеницы. Поврежденная почка усыхает. После появления листьев гусеница начинает питаться ими, соскабливая кожицу и разрушая паренхиму, проделывая мелкие отверстия и ямки. Питаясь, гусеница стягивает края листочков паутинкой, образуя своеобразное гнездо, напоминающее гнездо розанной листовертки.

При постройке гнезда очень плотно стягиваются пять-шесть листьев и два-три цветочных бутона. 24 мая 1951 г. из 278 гнезд T. ocellana F. только восемь были сделаны вредителем исключительно из листьев,

к остальным гнездам были прикреплены бутоны. Выгрызая тычинки и пестики, подгрызая цветоножки, гусеница губит целые соцветия. Наиболее сильно повреждается внутренний лист гнезда — питаясь им, гусеница

Таблица 2

**Состояние плодовых деревьев к моменту выхода с зимовки гусениц T. ocellana F. (13—17 мая)**

| Сорт яблони | Фенофаза |
|---|---|
| Ранет Пурпурный | Распускание листовых почек |
| Белопятнистое | Набухание „ „ |
| Тунгус | Выдвижение зеленого конуса |
| Райка пензенская | Начало набухания листовых почек |
| Непобедимая Грелля | Набухание листовых почек |
| Сибирская заря | „ „ „ |
| Сеянец Пудовщины | „ „ „ |

выбрасывает экскременты на паутинку, где они задерживаются, образуя довольно плотный слой желтого цвета. Под этим слоем и находится гусеница; поэтому, раскрыв гнездо, ее не сразу можно заметить. Потревоженная гусеница быстро спускается на паутинке вниз, змеевидно извиваясь.

В конце мая — начале июня гусеницы линяют и после линьки становятся значительно прожорливее, прогрызая дыры по всей поверхности листьев своих гнезд. В середине июня гнездо состоит главным образом из побуревших листьев, иногда прикрытых сверху пятью-семью зелеными. Гнезда резко выделяются на зеленом фоне листвы. Перед окукливанием гусеница плетет небольшой паутинный кокон.

Окукливание происходит преимущественно в гнезде из старых листьев и реже в новом, сделанном из свежих листьев; в последнем случае гусеница помещает кокончик под загнутый край одного зеленого, нетронутого листа.

Таблица 3

**Сроки вылета бабочек T. ocellana F.**

| Годы | Начало лёта | Массовый лёт | Сроки нахождения последних бабочек |
|---|---|---|---|
| 1951 | 26—29.VI | 2—5.VII | 7.VIII |
| 1952 | 23—27.VI | 1—3.VII | 2.VIII |
| 1953 | 3—6.VII | 12.VII | 11.VIII |

Первые куколки в Прибайкалье и Приангарье появляются в 1-х числах июня, массовое окукливание происходит обычно 10—18 июня. При вылете бабочки шкурка куколки торчит из гнезда, что дает возможность легко установить время вылета бабочек. Вылет бабочек происходит преимущественно в последних числах июня и первой декаде июля. Сроки лёта бабочек в Прибайкалье за последние 3 года приведены в табл. 3. Как видно из этих данных, лёт сильно растянут. Первыми из коконов выходят самцы, затем самки (табл. 4).

Оплодотворенные самки живут 22—25 дней, неоплодотворенные — 12—14 дней. Днем бабочки мало деятельны, вечером они оживлены, кружатся около деревьев и ягодников.

Спаривание начинается обычно вечером и, как правило, длится более 4 час. Тотчас же после спаривания самка начинает откладывать плоские беловатые яйца на верхнюю и нижнюю поверхность листьев. Количество яиц в кладках очень разнообразно и колеблется от 90 до 130 шт.

Выход гусениц в природе обычно происходит через 8—10 дней после откладывания яиц. В табл. 5 приводим сроки выхода гусениц в садах Иркутска за последние 3 года.

Листья на деревьях, поврежденные гусеницами второго поколения листовертки, становятся заметными во второй половине июля и в августе.

В отличие от весеннего времени гусеницы не собирают листья в виде гнезда, а стягивают обычно только два листа, накладывая их друг на друга. Между листьями располагается паутинный чехлик с экскрементами, в котором и находится гусеница. В гнезде листовертки нередко поселяются яблонно-злаковые тли и медяницы.

Гусеницы III возраста сильно скелетируют листья кормовых растений. Гусеницы IV возраста довольно часто прикрепляют один лист к яблоку

Таблица 4

**Соотношение полов при вылете бабочек**

| Дата вылета | Число самцов | Число самок |
|---|---|---|
| 2.VII 1951 | 18 | 58 |
| 3.VII 1952 | 23 | 72 |
| 12.VII 1953 | 28 | 61 |

Таблица 5

**Время выхода гусениц T. ocellana F. из яиц**

| Годы | Число вышедших гусениц в % | | |
|---|---|---|---|
| | 9.VII | 12.VII | 15.VII |
| 1951 | 30 | 80 | 95 |
| 1952 | 27 | 80 | 98 |

и под его прикрытием выгрызают на поверхности плода ямки. Эти ямки не походят на повреждения плодожорками, ибо они мелкие и не доходят до семенного гнезда плода; в них нет и экскрементов (рис. 5). Молодые

Рис. 5. Яблоко, поврежденное гусеницей почковой листовертки (ориг.)

плодики после повреждения гусеницей опадают, у зрелых — место повреждения затягивается рубцом. В конце сентября — начале октября гусеницы уходят на зимовку.

## Вредная деятельность

Почковая листовертка широко распространена в Восточной Сибири, она живет на боярышнике, дикой сибирской яблоне, на ольхе, жимолости, рябине. В садах Прибайкалья листовертка водится на яблоне, груше, вишне, но вред ее наблюдается не каждый год. До 1951 г. в Прибайкалье она не была известна, в 1951 г. в третьей декаде мая на яблонях сада учебного хозяйства Иркутского сельскохозяйственного института нами было обнаружено большое количество гусениц листовертки.

Наибольшее количество гнезд вредителя (из листьев и цветочных бутонов) встречалось на яблоне ренете Пурпурный. Из просмотренных 29 мая 35 деревьев этого сорта оказалось: с 10—15 гнездами — 5 деревьев, с 15—30 — 3 дерева, с 30—50 — 5 деревьев, с 50—150 — 8 деревьев, с 150—250 — 12 деревьев, с 250—300 — 2 дерева. Таким образом, бо́льшая часть деревьев имела от 50 до 300 гнезд листовертки. В несколько меньшей степени повреждались Райка пензенская и Баргянка.

Сильный вред наносит листовертка и плодам. Гусеница выедает небольшие ямки на поверхности плода. В большинстве случаев поврежденный плод поражается плодовой гнилью. При рассматривании падалицы легко определить количество таких поражений, образовавшихся из-за нападения почковой листовертки: к плоду приклеен листочек (рис. 5), тогда как у падалицы, образовавшейся от других причин, такого листочка нет. В 1951 г. падалица от названного вредителя составила по отдельным деревьям 18—20% общего количества плодов на яблоне.

Меры борьбы с почковой листоверткой не разработаны и, как нам удалось установить, весьма трудны в связи с тем, что почти всю жизнь гусеница проводит в плотном и достаточно толстостенном коконе, который защищает ее от действия инсектицидов. Осуществление истребительных мер борьбы против T. ocellana F. осложняется и тем обстоятельством, что проводимые обычно в Прибайкалье два опрыскивания (в начале мая и начале июля), направленные против целого комплекса вредителей, не являются губительными для почковой листовертки. Наиболее уязвимой стадией у T. ocellana F. является стадия яйца, но чтобы уничтожить яйцо, необходимо в 1-х числах июля проводить опрыскивание инсектицидом овоцидного свойства. Кроме того, целесообразно во время снятия зимних гнезд боярышницы провести опыливание гнезд почковой листовертки дустом гексахлорана; яд непосредственно на гусеницу не попадает, ибо она покрыта листочком, но пары гексахлорана, как нам удалось наблюдать, убивают гусеницу. Радикальным средством борьбы является сбор листьев с веток, под которыми зимует вредитель, но эта мера не может быть рекомендована для больших колхозных садов, как весьма трудоемкая.

## Литература


Гроссгейм Н. А., 1933. Информация о деятельности ВИЗРа, Институт южного плодово-ягодного хоз-ва, Сб. ВИЗР, № 5.

Добровлянский В. В., 1913. Вредители полеводства и садоводства по наблюдениям Киевской энтомологической станции в 1912 г., Киев.

Кеппен Ф. П., 1883. Вредные насекомые, т. 3.

Кулагин Н. М., 1930. Вредные насекомые и меры борьбы с ними, II.

Ламперт К. (под ред. Н. Я. Кузнецова), 1913. Атлас бабочек и гусениц Европы.

Мокржецкий С. А., 1913. Вредные насекомые и болезни растений, наблюдавшиеся в Таврической губернии в течение 1912 г., Симферополь.

Новопольская Е. В., 1925. Почковая вертунья (Tmetocera ocellana F.), Защита раст. от вредителей, т. II, № 2.

Плотников И., 1926. Насекомые — вредители хозяйственных растений в Средней Азии, Ташкент.

Попова М. П. и Соболева В. П., 1951. Вредители и болезни плодово-ягодных культур, Сельхозгиз.

Порчинский И. А., 1886. Насекомые, вредящие плодовым садам в Крыму.

Тюменева В. А., 1937. Листовертка в садах Славянского района, в сб. «Итоги н.-иссл. работ ВИЗР за 1936 г.», ч. II.

Филипьев Н. Н., 1928. Подотряд Heteroneura, в кн. «Определитель насекомых».

Холодковский Н. А., 1931. Курс энтомологии теоретической и прикладной, т. III.

Taschenberg E. L., 1879. Praktische Insekten-Kunde, T. 3, Bremen.

Wiesmann R., 1927. Die Knospenwickler Tmetocera ocellana und Olethreutes variegana Hb. als Knospenschädlinge der Apfelbäume im Wallis, 1926. Anz. f. Schädlingskunde, Hft. 8.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIV 1955 ВЫП. 1

# ТЛИ — ВРЕДИТЕЛИ СОСНОВОГО МОЛОДНЯКА ПРИБАЙКАЛЬЯ

А. С. РОЖКОВ

Лаборатория энтомологии Восточно-Сибирского филиала АН СССР

В работе А. К. Мордвилко «Кормовые растения тлей СССР и сопредельных стран» (1929) говорится о распространении «в Сибири» некоторых ляхнусов, в том числе живущих на сосне. Прямых же указаний на нахождение в Прибайкалье каких-либо видов сосновых тлей в литературе не имеется.

В 1952 г. в сосновых молодняках Зиминского лесхоза Иркутской области нами найдены следующие виды тлей подсемейства Cinarinae: Cinaria nuda Mordv., C. pinea Mordv., Eulachnus agilis Kalt. и Schizolachnus tomentosus De Geer. Первые два вида живут на ветвях сосенок, яйца откладывают на хвою; E. agilis сосет хвою, тогда как яйца откладывает на кору побегов; Sch. tomentosus держится на хвое, здесь же откладывает и яйца. Все четыре вида сосновых тлей морфологически очень близки и еще совсем недавно относились (Мордвилко, 1929) к роду Lachnus.

## 1. Cinaria nuda Mordv.

## (Aphis nuda pini de Geer., Lachnus nudus Mordv.)

Вид обычен в сосновых насаждениях возраста от 3 до 15—20 лет. Особенно многочислен в 8—15-летних молодняках. Встречается чаще на лесосеках сплошной рубки, чем на подросте под пологом леса, хотя бы и разреженного выборочной рубкой.

C. nuda имеет четыре резко дифференцированные формы, а именно: бескрылых и крылатых девственниц, самок и самцов. Взрослые самки-основательницы морфологически не отличаются от последующих бескрылых девственниц. Отсутствуют у этого вида и отличающиеся от обычных девственниц тли-полоноски [1].

Цикл развития C. nuda включает шесть поколений. Последнее обоеполое поколение откладывает зимующие яйца. Продолжительность развития девственниц одного поколения от момента их отрождения до появления молодых тлей следующего поколения равняется 15—20 дням.

Цикл поколений C. nuda закономерно распределяется между различными частями сосны: молодыми побегами этого года, прошлогодними побегами и более старыми и, наконец, прикорневой частью ствола и нижними ветвями. На рис. 1 дается схематическое изображение цикла поколений тли и ее миграции на различные части сосны.

Тли-основательницы выходят из перезимовавших яиц в последних числах мая и в начале июня. После их выхода оболочка (хорион) яиц сморщивается. 29 мая в сосняке 10-летнего возраста яйца с сморщившейся оболочкой составляли около 80% от общего их числа. Черные обо-

[1] Описание морфологических особенностей различных форм дается в соответствии с последовательностью появления этих форм в природе.

крылые девственницы. Бескрылые девственницы (рис. 2, 2), как уже отмечалось, не отличаются от самок-основательниц. Крылатые девственницы (рис. 2, 3) имеют довольно массивное темносмоляное тело с сильно развитыми II и III сегментами груди. Длина тела крылатой девственницы — 1,2—3,5 мм.

Строение крыльев C. nuda, C. pinea, E. agilis и Sch. tomentosus очень сходно. Они у всех этих видов сравнительно узкие, наиболее широкая часть переднего крыла проходит почти в конце второй его трети. Краевая и подкраевая жилки сильные, глазок достигает значительной длины Первые две косые жилки (по номенклатуре А. К. Мордвилко) отходят от подкраевой косо, причем вторая из них оканчивается немного выше наиболее широкой части крыла. По А. К. Мордвилко (1901), кубитальная жилка с одной ветвью характерна для крыла E. agilis и Sch. tomentosus, однако у первого вида мы во всех случаях находили две ветви кубитальной жилки. Задние крылья лишь слегка превышают половину длины передних. В состоянии покоя крылья располагаются крутой кровелькой, так что их нижние плоскости почти касаются друг друга.

Перед рождением второго поколения некоторые самки-основательницы переходят на молодые, этого года, побеги сосенок. Здесь образуются колонии второго порядка, более крупные, чем предыдущие. Колонии эти часто спускаются на два-три межмутовочных промежутка стволиков и заходят на основания боковых побегов одной-четырех мутовок. Молодые побеги к этому времени окончательно сбрасывают почковую чешую, и хвоинки в их нижней половине разреживаются.

Колонии второго порядка C. nuda существуют недолго. Появившиеся здесь тли третьего поколения переходят на нижние части сосенок — на прикорневую часть стволиков и нижние ветви. Здесь образуются колонии третьего порядка, существующие до средних чисел октября, т. е. до периода откладки яиц и гибели тлей. Вторичные колонии сохраняются лишь на сосенках близ муравейников, но и там спускаются с молодых побегов на более старые.

Третье поколение C. nuda не отличается от второго и также состоит из крылатых и бескрылых девственниц. Первые молодые тли третьего поколения найдены нами 25 июня. Четвертое поколение появляется в первых числах июля и, видимо, состоит из одних бескрылых девственниц. Не найдены нами крылатые тли и в пятом поколении, появляющемся в природе в конце июля.

Тли-девственницы пятого поколения не обнаруживают каких-либо заметных морфологических особенностей, свойственных полоноскам. Они производят шестое поколение, состоящее из самцов и самок. Первые половые особи C. nuda были обнаружены в колониях третьего порядка 5 августа.

Самка C. nuda бескрылая, имеет меньшие размеры, чем девственница этого вида, и очень похожа на нимфу крылатой девственницы. Самец же напоминает скорее личинку последнего возраста (рис. 2, 5). Он имеет узкое тело, достигающее в длину 2,2 мм. Грудные сегменты и бока брюшка самца несут неровные бугорки.

Спаривание происходит в колонии, откуда самки расползаются на ветви откладывать яйца.

Яйца C. nuda встречаются на хвое сосенок в любой части кроны, однако более всего яиц эта тля откладывает на хвою боковых ветвей нижней и особенно средней части кроны. Яйца (рис. 2, 1) черные, блестящие, имеют в длину 1,2 мм и в ширину 0,5 мм. Откладываются яйца на плоскую сторону хвоинки вдоль средней жилки. Самка откладывает в один прием одно-два реже три яйца. Большее число яиц на одной хвоинке может быть лишь следствием откладки их другой самкой на ту же хвоинку. При вскрытии самок C. nuda мы не находили в них более шести яиц. Только что отложенные яйца, зеленоватые или оранжевые, затем

становятся коричневыми и, наконец, черными. Первые яйца найдены 25 августа. Откладка продолжалась до 4 октября.

Таким образом, C. nuda имеет две формы девственниц — бескрылую и крылатую. Первая предназначена для увеличения численности населения колоний, вторая — для расселения тлей в насаждении. Вместе с тем, крылатые девственницы второго поколения часто остаются в колониях и, подобно бескрылым девственницам, увеличивают население этих колоний.

Расселение тлей в насаждении можно иллюстрировать следующими данными учетов, проводившихся в течение июня — сентября-октября в сосновом молодняке 10-летнего возраста (табл. 1). Учеты проводились на 10 площадках общей площадью 0,1 га. При этом учитывались лишь сосенки с колониями C. nuda и отдельными особями в верхней и средней частях кроны. Исчезновение там тлей к 19 июля и появление в конце августа объясняется их миграцией на прикорневую часть стволиков и нижние ветви.

Таблица 1

**Сезонная динамика численности и расселение C. nuda в сосновом молодняке 10-летнего возраста**

| Дата учета | № площадки и колич. сосенок на ней | | | | | | | | | | Общее колич. сосенок, заселенных тлями |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | № 1—318 | № 2—27 | № 3—31 | № 4—288 | № 5—605 | № 6—620 | № 7—247 | № 8—196 | № 9—310 | № 10—135 | |
| | Колич. сосенок, заселенных тлями | | | | | | | | | | |
| 2.VI | 8 | — | 1 | — | 1 | 1 | 1 | — | 1 | 1 | 14 |
| 8.VI | 10 | — | 1 | 4 | 7 | 9 | 7 | 2 | 11 | 2 | 53 |
| 24.VI | 17 | 1 | 2 | 6 | 14 | 17 | 11 | 5 | 24 | 7 | 104 |
| 2.VII | 24 | 11 | 11 | 17 | 14 | 17 | 16 | 7 | 29 | 11 | 157 |
| 9.VII | 8 | 7 | 2 | 7 | 1 | 3 | — | — | 11 | 2 | 41 |
| 19.VII | — | 1 | — | — | — | — | — | — | — | — | 1 |
| 24.VII | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| 25.VIII | — | — | — | 1 | — | — | — | — | — | — | 1 |
| 9.IX | — | — | — | 2 | — | — | — | — | — | — | 2 |
| 19.IX | 2 | — | — | 2 | 3 | 2 | — | 3 | 2 | 1 | 15 |
| 24.IX | 8 | — | — | 3 | 12 | 8 | 2 | 3 | 7 | 3 | 46 |
| 28.IX | 8 | — | — | 5 | 17 | 16 | 2 | 4 | 9 | 7 | 68 |
| 1.X | 9 | 1 | 1 | 5 | 22 | 25 | 2 | 4 | 10 | 7 | 86 |
| 4.X | 11 | 1 | 1 | 6 | 30 | 26 | 4 | 5 | 10 | 7 | 101 |
| 10.X | 11 | 1 | 1 | 6 | 30 | 28 | 4 | 5 | 10 | 7 | 103 |

В средней и верхней частях кроны сосенок тля появляется вновь лишь для откладки яиц в конце августа.

О распространении C. nuda в насаждениях разной полноты можно судить по данным той же табл. 1. Так, на площадке № 2 из 27 сосенок 2 июля было заселено 11, т. е. более 40%, а на площадке № 5 с большим количеством сосенок (605 шт.) было заселено всего лишь 14, т. е. 2,3% от их общего числа.

Крылатые девственницы третьего поколения служат одновременно как для расселения тли на другие сосенки, так и для миграции их из верхних и средних частей крон на прикорневые части стволиков и нижние ветви. В насаждении 4-летнего возраста мы не находили C. nuda до 19 июля. 27 июля третичные колонии этого вида были найдены здесь на 60 деревцах (на 1 га). Необходимо отметить, что третичные колонии образуются преимущественно на сосенках, имеющих в высоту менее 1 м, реже — на более высоких.

Быстрое размножение тлей и их распространение в насаждении регулируются многочисленными паразитами и хищниками. Среди первых

наибольшее значение имеет Apanteles congestus Nees. Появляется этот наездник в природе почти одновременно с первым поколением тлей-девственниц. Паразит откладывает яйца в тело крылатых и бескрылых девственниц. В каждую тлю откладывается одно яйцо. Пораженные особи претерпевают интересные морфологические изменения, заканчивающиеся образованием «кокона» паразита из поверхностных тканей и покровов хозяина (рис. 2, *б*).

За 6—8 дней перед выходом взрослого паразита зараженная тля-девственница переходит на хвою. Тело ее становится почти шарообразным, голова несколько втягивается в грудную часть, окраска принимает сероватый тон, исчезает блеск. Обхватив ножками хвоинку, тля прижимается к ней брюшком и приклеивается. Через 3—4 часа такая тля умирает, превратившись в «кокон» паразита. Паразит выходит из тела погибшей тли через отверстие, которое прогрызает на спинной стороне хозяина в виде круглой крышечки.

В течение всего лета в колониях тлей встречаются крошечные ярко-красные клещи из семейства Parasitidae. Эти наружные паразиты нападают на все формы C. nuda и C. pinea, включая крылатых девственниц. Первый клещ был найден 30 мая на теле молодой личинки C. nuda.

Из хищников обоих видов тлей нами отмечены сирфа (Sphaerophoria menthastri L.), флерница (Chrysopa sp.) и семиточечная коровка (Coccinella septempunctata L.).

Первые личинки Sphaerophoria menthastri найдены 5 июня на хвоинках сосенок 8—12-летнего возраста близ колонии C. nuda. Личинки сирфы светлозеленые (светлее хвои), иногда встречаются грязно-желтые экземпляры. Они активно высасывают тлей и встречаются в природе до конца августа. Пупарии сирфы в июле и августе очень часто встречаются на хвоинках. В лаборатории первая муха вышла из пупария 27 июля.

Яйца флерницы найдены на хвоинках сосенок 21 июля, первые личинки отмечены 28 июля, последние — 22 августа. Взрослые насекомые встречаются в сосновых молодняках во второй половине июля и в августе.

Как уже отмечалось, вторичные колонии C. nuda в июле и августе сохраняются лишь близ муравейников. В 20-х числах июня близ муравейников трудно найти сосенку, на которой не было бы тлей. Мы неоднократно наблюдали случаи перенесения тлей муравьями.

Кроме муравьев, начиная с 1-х чисел июня и особенно в конце этого месяца, в колониях C. nuda и C. pinea постоянно бывают щелкуны (Adelocera fasciata L.). Эти жуки, подобно муравьям, охотно едят сладкие испражнения тлей.

Вредная деятельность C. nuda в сосновых молодняках Зиминского лесхоза невелика. Бо́льшая часть сосенок с колониями тлей не имеет заметных признаков увядания побегов или замедления роста деревьев. Однако на сосенки, ежегодно заселяемые тлями (близ муравейников), вредная деятельность этих насекомых влияет и выражается в общем замедлении роста и неравномерном развитии отдельных побегов. Такие сосенки имеют вид низких, нестройных, часто однобоких деревьев.

## 2. Cinaria pinea Mordv.

## (Lachnus pineus Mordv., L. pineti Cholodk.)

Подобно предыдущему виду, C. pinea однодомна. Она распространена в сосновых молодняках в возрасте до 20—25 лет. В питомнике Зиминского лесхоза мы находили тлей уже на 2-летних сеянцах, однако наиболее предпочтительными для тли являются сосновые молодняки в возрасте от 6—8 до 15 лет.

Образ жизни C. pinea в Прибайкалье отличается от такового C. nuda. Этот вид не образует больших колоний и не меняет в течение цикла ча-

стей кормового растения. Количество поколений C. pinea не установлено, оно, видимо, равно пяти или шести. Первые бескрылые девственницы найдены нами 10 июня. В это время C. pinea встречается редко, тогда как в июле преобладает над C. nuda по числу зараженных ею сосенок в насаждениях 8—15-летнего возраста.

Взрослая бескрылая девственница (рис. 2, *8*) имеет довольно толстое буроватое или светлосмоляное тело, сверху частью опыленное. Длина взрослой тли — 2,7—3,7 мм (по А. К. Мордвилко, 1901,— 2,05—3,82 мм). Наибольшая ширина брюшка — до 2,7 мм.

Биология C. pinea прослежена нами подробно лишь с первого июньского поколения, которое, вероятно, является вторым в цикле развития этого вида. Схема части цикла развития тли дана на рис. 3. Первое июньское поколение, живущее на прошлогодних побегах, отличается от всех последующих поколений девственниц отсутствием крылатых особей. Это поколение не образует колоний, и лишь в редких случаях на одном побеге бывает более 10 тлей C. pinea. Обычно на побеге сидит одна взрослая девственница с двумя-тремя личинками. Молодые тли уже во втором возрасте расползаются на другие побеги. Тля-девственница родит до 30 личинок, имеющих в длину 1,2—1,6 мм.

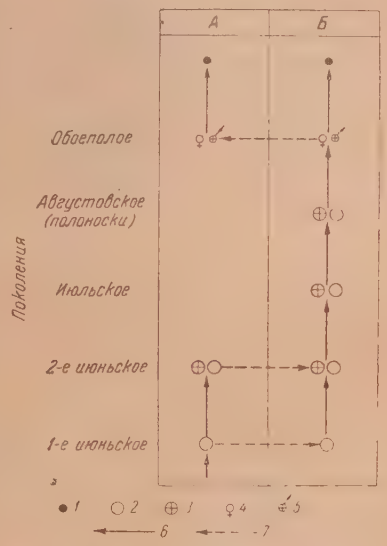


Рис. 3. Схема части цикла поколений C. pinea Mordv.

*А* — побеги прошлых лет, *Б* — молодые побеги; *1* — яйцо, *2* — бескрылая девственница, *3* — крылатая девственница, *4* — бескрылая самка, *5* — крылатый самец, *6* — направление цикла поколений; *7* — направление перехода на иные части дерева

Перед выходом второго июньского поколения часть взрослых девственниц переходит на молодые побеги, которые в 20-х числах июня достигают почти предельной длины. Второе июньское поколение, первые особи которого найдены нами 20 июня, целиком переходит на молодые побеги. Это поколение состоит из бескрылых и крылатых девственниц.

Крылатые тли перелетают на другие сосенки, где в 1-х числах июля (частично и в июне) производят новое поколение девственниц. Крылатые девственницы собираются вместе по три-десять и более особей на одном побеге и дают, таким образом, начало колониям, которые, однако, не образуются, так как отродившаяся молодь вскоре уходит на другие свободные побеги. Очень характерно положение тела крылатых девственниц в образуемых ими группах. Как правило, головы сосущих тлей бывают здесь сближены друг с другом и составляют как бы центр пятна, образуемого радиально расположенными телами отдельных особей.

Июльское поколение C. pinea, как и второе июньское поколение, состоит из крылатых и бескрылых девственниц, живущих на молодых побегах. Августовское поколение, или поколение полоносок, появляется, по существу, уже в последних числах июля (нами найдены 24 июля), однако основная масса тлей-полоносок появляется в августе вместе с первыми половыми особями.

Поколение тлей-полоносок состоит из крылатых и бескрылых особей. Рождающиеся от них молодые самцы и самки имеют рыжее или ярко-оранжевое тело. Самцы крылатые, но в отличие от крылатых девственниц этого вида имеют меньшие размеры тела (1,5—1,8 мм), причем грудной отдел и брюшко почти одинаковы по величине (рис. 2, *9*). Длина пе-

редних крыльев самца 4,8—5,2 мм, задних 2,9—3,5 мм. Рыжая окраска тела молодых самцов сохраняется в течение 2—3 дней, после чего самцы темнеют и становятся похожими на крылатых девственниц.

Самцы C. pinea появляются раньше самок (первые найдены 6 августа). Они обычно сидят поодиночке на ветвях сосенок. Кроме ветвей, как нам кажется, самцы сосут хвою сосны. Самки появляются в природе в средних числах августа. Они лишены крыльев и имеют те же размеры и ту же окраску, что и бескрылые девственницы предыдущих поколений.

Спаривание происходит на ветвях, откуда самки затем ползут на хвою откладывать яйца (рис. 2, 7). Одна самка откладывает за один прием до шести яиц (очень редко встречаются кладки по семь-восемь яиц), располагая их вдоль средней жилки хвоинки, на ее плоской стороне. При этом яйца либо касаются друг друга, либо между ними имеются очень незначительные промежутки. Только что отложенные яйца зеленоватые или зеленовато-оранжевые, затем хорион их становится лаково-черным. Длина яиц около 1,5 мм, ширина — 0,6 мм. Первые яйца C. pinea найдены 26 августа, откладка продолжалась до середины октября.

Результаты учетов количества сосенок с яйцами C. nuda и C. pinea, проводившихся на протяжении всего периода яйцекладки, даны в табл. 2.

Таблица 2

**Учет сосенок с яйцами тли в молодняке**

| Дата учета | 28 000 деревьев на 1 га, 10—12-летнего возраста | | 60 000 деревьев на 1 га, 4—5-летнего возраста | |
|---|---|---|---|---|
| | C. nuda | C. pinea | C. nuda | C. pinea |
| | Колич. сосенок с яйцами тлей на площади 0,1 га | | | |
| 25.VIII | 1 | 2 | — | — |
| 3.IX | 9 | 23 | — | — |
| 9.IX | 29 | 71 | 4 | 6 |
| 19.IX | 86 | 98 | 6 | 6 |
| 24.IX | 113 | 148 | 14 | 6 |
| 28.IX | 156 | 159 | 16 | 6 |
| 1.X | 197 | 186 | 16 | 6 |
| 4.X | 237 | 207 | 16 | 8 |
| 10.X | 258 | 214 | — | — |

Сезонная динамика численности C. pinea и распространение ее в насаждении изучались нами с помощью учетов на тех же десяти площадках в 20-м квартале Старо-Зиминской дачи, на которых производились учеты сезонной численности C. nuda. Данные учета приведены в табл. 3.

Общая площадь учетных площадок равна 0,1 га. Учеты производились через 7—10 дней. Наибольшее число заселенных тлями деревьев отмечено 9 июля, т. е. в период наибольшего распространения в насаждении крылатых девственниц второго июньского поколения. Сокращение числа заселенных тлями сосенок в августе происходит, по нашему мнению, исключительно вследствие деятельности паразитов, количество которых в природе к этому времени чрезвычайно возрастает. Незначительное увеличение или сокращение числа заселенных тлями сосенок на отдельных площадках в августе и сентябре является результатом перелета самцов, отыскивающих самок.

Все виды паразитов и хищников, отмеченные нами для C. nuda, являются также паразитами и хищниками C. pinea.

Вредная деятельность C. pinea в сосновых молодняках невелика. Лесохозяйственного значения вид не имеет.

Таблица 3

**Сезонная динамика численности C. pinea в сосновом молодняке 10-летнего возраста**

| Дата учета | № площадки и колич. сосенок на ней | | | | | | | | | | Общее колич. сосенок, заселенных тлями |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | № 1—318 | № 2—27 | № 3—31 | № 4—288 | № 5—605 | № 6—520 | № 7—247 | № 8—196 | № 9—310 | № 10—135 | |
| | Колич. сосенок, заселенных тлями | | | | | | | | | | |
| 24.VI | 4 | — | — | — | 1 | — | 2 | — | 4 | — | 11 |
| 2.VII | 11 | 7 | 5 | 11 | 12 | 10 | 9 | — | 17 | 6 | 88 |
| 9.VII | 46 | 20 | 13 | 15 | 60 | 46 | 23 | 14 | 18 | 20 | 275 |
| 19.VII | 50 | 13 | 8 | 11 | 42 | 27 | 16 | 16 | 26 | 14 | 223 |
| 24.VII | 33 | 8 | 5 | 8 | 50 | 32 | 20 | 17 | 29 | 8 | 210 |
| 5.VIII | 12 | 2 | 3 | 3 | 5 | 2 | 3 | 5 | 6 | 2 | 43 |
| 14.VIII | 5 | — | — | — | 3 | — | — | 1 | — | 2 | 11 |
| 25.VIII | 5 | — | — | 5 | 3 | 3 | — | 2 | 3 | 2 | 23 |
| 3.IX | 4 | — | — | 1 | 4 | 1 | 1 | 1 | — | 2 | 14 |
| 19.IX | 3 | — | 1 | 2 | 5 | 2 | — | 2 | 4 | 3 | 22 |
| 24.IX | 1 | — | — | 1 | — | — | 2 | 1 | 2 | 3 | 10 |
| 1.X | — | — | — | — | 2 | 1 | — | — | 2 | — | 5 |
| 4.X | — | — | — | — | 1 | — | — | — | — | — | 1 |

## 3. Сосновая хвоевая тля — Eulachnus agilis Kalt.

В сосновых молодняках 8—20-летнего возраста сосновая хвоевая тля является самым обычным видом. В одновозрастных насаждениях эта тля часто заселяет до 100% деревьев. По своей вредной деятельности хвоевая тля стоит на первом месте среди других сосновых тлей. Вместе с тем ее биология в Восточной Сибири почти не изучена. Наши исследования, к сожалению, ограничивались сборами девственниц и половых особей тли, а также регистрацией повреждений, наносимых этим видом сосенкам 8—10-летнего возраста.

Взрослые бескрылые и крылатые тли-девственницы имеют длинное, тонкое, сизовато-зеленое тело, без блеска. Длина тела крылатой девственницы — 1,6—1,9 мм, длина переднего крыла — 2,1 мм.

Хвоевая тля однодомна, очень подвижна, живет поодиночке или группами на выпуклой стороне хвои, реже — на плоской. На коре ветвей или ствола она бывает лишь в моменты перехода на новые хвоинки. Даже в случае кратковременного высасывания хвоинки одной особью на месте укола образуется светлое пятно, затем вся хвоинка желтеет. Пожелтевшие хвоинки не покидаются тлями в течение нескольких дней, на них тля бывает хорошо заметна.

Первые молодые особи тлей-основательниц, вышедшие из перезимовавших яиц, найдены 29 мая. Крылатые девственницы отмечались 27 июня, 24 июля и 4 сентября. Половое поколение появилось в сентябре.

В Восточной Сибири сосновая хвоевая тля откладывает яйца поодиночке, главным образом под чешуйки, в основании молодых хвоинок или на чешуйки, а также под чешуйки в основании почек. Реже яйца откладываются под чешуйками на коре побегов. Яйца черные, блестящие, длиной в 0,6—0,7 мм.

Хвоевая тля тенелюбива. Она распространена в насаждениях с большой полнотой (в 10-летних молодняках с плотностью до 6500 деревец на 1 га). В течение лета тля повреждает главным образом старую хвою третьего года на стволиках и приствольных участках ветвей. В августе

повреждения тли часто распространяются на прошлогодние побеги, а иногда и на молодую хвою побегов этого года. Желтый цвет поврежденных хвоинок сохраняется до конца августа, а на затененных участках стволиков и ветвей — до середины сентября. Позднее хвоинки буреют. Желтые и, тем более, бурые хвоинки отпадают при малейшем прикосновении к ним и к весне следующего года почти не сохраняются на ветвях.

Лесохозяйственное значение хвоевой тли невелико, однако в случае массового появления ее в молодняках, находящихся под особым надзором (садово-парковое хозяйство, водоохранная зона, зеленая зона вокруг городов), необходимо применять меры борьбы против этого вредителя. Показателем высокой степени вреда хвоевой тли в насаждении и необходимости борьбы с ней является пожелтение поврежденной хвои на прошлогодних побегах в первой декаде августа и раньше.

Опыты по применению 5%-ного дуста ДДТ против хвоевой тли дали положительные результаты при норме расхода 30 кг/га (3 г на три-четыре сосенки в возрасте до 12 лет).

### 4. Мохнатая тля — Schizolachnus tomentosus De Geer. [Aphis tomentosa De Geer. (Cholodk.?), Schizoneura fuliginosa Buct., Lachnus pineti F.]

Образ жизни мохнатой тли в Восточной Сибири не изучен. В сосновых молодняках Зиминского лесхоза она встречается реже трех предыдущих видов. Держится на отдельных сосенках. Тли сидят группами на выпуклой стороне хвоинок, ползают медленно.

Тело бескрылых девственниц обильно покрыто восковой пылью, которая задерживается на волосках усиков и ножек и сообщает насекомым мохнатый вид (рис. 2, *11*). Опыление имеется также и на теле крылатых самцов.

Мохнатая тля откладывает зимующие яйца на плоскую сторону хвоинок, располагая их в один или несколько продольных рядов (рис. 2, *10*). Так как на одну хвоинку яйца откладываются несколькими самками, то количество яиц на некоторых хвоинках достигает 30 шт. и более. Отложенные яйца имеют блестящий хорион, однако вскоре покрываются восковой пылью.

Высасывание мохнатой тлей хвои сосенок не вызывает такого быстрого пожелтения ее, какое бывает при сосании хвои предыдущим видом. В большей части случаев поврежденная хвоя вообще не желтеет.

Вредная деятельность мохнатой тли очень незначительна, лесохозяйственного значения вид не имеет.

## Выводы

1. В сосновых молодняках Прибайкалья нами найдены четыре вида тлей: C. nuda Mordv., C. pinea Mordv., E. agilis Kalt. и Sch. tomentosus De Geer. Все четыре вида однодомны; из них первые два живут на ветвях, а C. nuda также на стволиках молодых сосенок; E. agilis и Sch. tomentosus сосут хвою. Последний вид встречается значительно реже остальных.

2. Цикл развития C. nuda включает пять поколений девственниц и одно — обоеполое. Развитие девственниц от их отрождения и до появления молоди следующего поколения продолжается 15—20 дней. В течение лета этот вид мигрирует с одних вегетативных органов сосны на другие, в том числе на прикорневую часть стволика и нижние ветви.

В колониях C. nuda второго и третьего поколений, кроме бескрылых девственниц, имеются крылатые, которые обеспечивают расселение тлей в насаждении. Самцы и самки бескрылы. Зимуют яйца, отложенные на хвою.

3. Биология C. pinea сходна с таковой предыдущего вида, однако этот вид не образует колоний и, начиная с первого июньского поколения, встречается почти исключительно на молодых побегах. Первое июньское поколение состоит из одних бескрылых девственниц; в остальных поколениях имеются также крылатые особи. Самцы крылатые. Зимуют яйца, отложенные на хвою.

4. На C. nuda и C. pinea паразитируют Apanteles congestus Nees. и клещ из семейства Parasitidae. Из хищников, уничтожающих тлей, нами найдены сирфа (Sphaerophoria menthastri L.), флерница (Chrysopa sp.) и семиточечная коровка (Coccinella septempunctata L.).

5. Лесохозяйственное значение сосновых тлей невелико, однако в случае массового появления E. agilis в молодняках, находящихся под особым надзором, необходимо применять меры борьбы против этого вредителя. Показателем высокой степени вреда хвоевой тли и необходимости борьбы с ней является пожелтение поврежденной хвои на прошлогодних побегах в первой декаде августа и раньше.

**Литература**

Мордвилко А. К., 1897. К биологии и морфологии тлей, Тр. Русск. энтомол. об-ва, т. XXXI, ч. 1.— 1901. То же, т. XXXIII, ч. II.— 1929. Кормовые растения тлей СССР и сопредельных стран, Тр. по прикл. энтомол., т. XIV, вып. 1.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIV 1955 ВЫП. 1

# ГОДОВОЙ ЦИКЛ ПИТАНИЯ ТАЗОВСКОЙ РЯПУШКИ (COREGONUS SARDINELLA VAL.)

В. С. ЮХНЕВА

Лаборатория гидробиологии Обь-Тазовского отделения ВНИОРХ

Известно, что одним из основных факторов, обусловливающих то или иное количество рыбного населения данного водоема, является наличие в нем пищи. Состав и количество корма не остаются постоянными и неизменными в течение года. Поэтому вполне объяснимо сезонное изменение состава пищи рыб и соответственно — зависящий от характера и интенсивности питания различный темп роста в разные сезоны. Имеющиеся материалы по питанию ряпушки Обского и Тазовского бассейнов многочисленны, но сборы и обработка проб в большинстве работ методически разнородны, вследствие чего не дают полной и ясной картины характера питания ряпушки в различные моменты ее жизни — летнего нагула, зимовок, нерестовых миграций и нерестового периода.

Основу настоящей статьи составили материалы, собранные участниками тазовской экспедиции Обь-Тазовского отделения ВНИОРХ в 1950—1951 гг. на наиболее важных рыбоугодьях Тазовской губы в течение года. Всего собрано и обработано 980 пищеварительных трактов ряпушки. Часть проб дает лишь качественную характеристику питания с визуальной количественной оценкой пищи по четырехбалльной системе; основная часть проб обработана количественно весовым методом, разработанным Л. А. Зенкевичем и В. А. Броцкой (1931).

Попытаемся кратко описать характер миграций и размещения ряпушки в Тазовском водоеме в том виде, в каком он представляется по исследованиям нашей экспедиции.

Ряпушка в Тазовской губе является одной из самых многочисленных рыб среди сиговых. В течение всего летнего периода (июль — август) и частично осеннего ряпушка распределена по губе повсеместно. Излюбленными местами нагула ее являются мелководные бухты, заливы, изобилующие раковым планктоном в летне-осенний период (до 34280 экз. в 1 м$^3$ воды). Примерно во второй половине сентября ряпушка совершает нерестовый ход и несколько позднее — нерест. Мощные нерестилища ее находятся в р. Мессо, кроме того, имеются второстепенные нерестовые реки — Анти-Паюта, Хадута и ряд других небольших тундровых речек. По исследованиям А. А. Пнева, нерест ряпушки происходит также во многих бухтах и заливах Тазовской губы, куда не проникают заморные воды в зимний период. После окончания нереста, задолго до наступления замора, ряпушка начинает скатываться вначале в среднюю часть губы, по мере продвижения замора — в северную часть и частично — в Обскую губу. Обратный ход ряпушка совершает по мере освобождения губы от замора. Вначале она предпочитает держаться срединных участков губы, а затем постепенно появляется в прибрежных зонах — заливах, бухтах, которые являются для нее богатыми кормовыми пастбищами.

## Летний нагульный период питания

В начале лета в мелководной бухте «Двух чумов» в северной части Тазовской губы наблюдалась исключительно высокая интенсивность питания ряпушки. Все особи имели до отказа наполненные пищеварительные тракты, стенки которых были растянуты от пищи; средний индекс наполнения доходил до 170. Содержимое желудков состояло из рачков Cladocera и Copepoda, главным образом из дафний и циклопов, небольшую часть пищи составляли босмины и диаптомусы.

Ряпушка в середине августа в бухте Енси-Няо (в южной части губы) питалась менее интенсивно, чем в бухте «Двух чумов» в конце июля, хотя биомасса планктона в южной части губы (34280 экз/м³) выше, чем в северной (12380 экз/м³). 54,5% ряпушек было с пустыми желудками, 45,5% рыб имело полные или среднеполненные пищеварительные тракты; общий средний индекс — 24,8. Удельный вес (в процентах) отдельных организмов в составе пищи следующий: 1) Daphnia longispina — 9,4, 2) Bosmina sp.— 0,3, 3) Bythotrephes longimanus — 7,7, 4) Chydorus sp.— 0,1, 5) Heterocope sp.— 0,1, 6) Cyclops sp. - 60,2, 7) остатки Cladocera — 7,7, 8) остатки Copepoda — 14,5.

Приблизительно те же группы планктона составляют пищевой рацион ряпушки и в открытой части губы во второй половине августа. Так, в районе мыса Находка (южная часть губы) в желудках ряпушки найдены (в процентах): 1) Daphnia longispina — 27,2, 2) Bosmina sp.— 0,2, 3) Bythotrephes longimanus — 27,7, 4) Cyclops sp.— 1,2, 5) имаго Insecta sp.— 28,9, 6) деформированная масса — 14,8.

Из приведенного списка видно, что основная масса пищи состоит из планктонных ракообразных — кладоцер и копепод. Но вместе с тем ряпушка здесь потребляет взрослых воздушных насекомых. Интенсивность питания этого периода несколько повышена по сравнению с питанием в первой половине августа в бухте Енси-Няо, общий индекс наполнения увеличился до 75,0 против 24,8. Пустых желудков - 17,0%, 68,8% ряпушек было с хорошо наполненными желудками.

## Осеннее и зимнее питание

В конце сентября в предустьевых районах нерестовой реки Мессо, когда начинается концентрация нерестовых стай ряпушки, отмечалось значительное снижение интенсивности питания. Особи с полными желудками встречались единично (1,3%) и было немного рыб со средним наполнением (19,7%); большинство ряпушек имело пустые пищеварительные тракты. Содержимое желудков, как и в предыдущих случаях, состояло из кладоцер и копепод, видовой состав которых определить не представлялось возможным из-за сильной степени их переваренности. Несколькими днями позднее, во время нерестового хода в р. Мессо интенсивность питания ряпушки еще более снизилась. Основная масса рыбы (94,0%) в это время не питается и только незначительный процент ряпушек имеет очень слабо наполненные желудки. Корм составляли планктонные рачки, во всех случаях плохо сохранившиеся (обычно можно было обнаружить только отдельные части тела рачков — плавательные ножки, панцыри, усики).

Во второй нерестовой реке — Хадута (левый приток Пура) в конце сентября, так же как в р. Мессо, отмечается почти полное отсутствие питания ряпушки. Из 270 желудков, только в 10 были обнаружены следы переваренной пищи, состоявшей из остатков кладоцер и копепод.

В р. Анти-Паюта (северная часть губы) питание преднерестовой и нерестовой ряпушки отличалось значительно более высокой интенсивностью, чем в рр. Мессо и Хадута. По мере приближения сроков нереста питание усиливалось. Если в первой половине сентября 62,0% рыб было

с пустыми желудками, то к концу месяца процент непитающихся особей снизился до 11,0%. Соответственно идет увеличение средних индексов — от 11,2 в начале сентября до 58 в конце сентября. Компонентами питания анти-паютинской ряпушки в этот период были дафнии, затем — босмины и единично — различные виды копепод.

По исследованиям Ю. В. Большаковой в Обской губе в 1942 г. преднерестовая ряпушка в первой половине сентября имела среднюю интенсивность питания (наибольший индекс наполнения — 61,7) в основном тем же составом пищи, как и анти-паютинская; кроме указанных форм, часто можно было встретить еще и гаммарид. В конце осени (октябрь) интенсивность питания ряпушки не снизилась. По датам лова питание этого периода характеризует табл. 1.

Как показывает таблица, основным объектом потребления являются кладоцеры, составляющие 97,1% всей пищи в желудках. По мере наступления зимы значение кладоцер в пищевом рационе ряпушки заметно понижается и довольно значительный процент в содержимом желудков уже составляют копеподы (37,1%).

Таблица 1

**Осеннее питание ряпушки в р. Анти-Паюта (в % по количеству экземпляров)**

| Показатели | 7.X | 11.X | 24.X |
|---|---|---|---|
| Колич. исследованных особей | 19 | 22 | 5 |
| Пустые желудки в % | 13,0 | 80,3 | 50,0 |
| Индекс наполнения | 43,61 | 31,19 | 74,83 |
| Компоненты питания в %: | | | |
| Gammaridae | 0,53 | 8,95 | — |
| Cyclops sp. | 2,12 | 3,2 | 34,56 |
| Diaptomus sp. | — | — | 1,38 |
| Heterocope sp. | 0,25 | — | 1,20 |
| Daphnia longispina | 87,03 | 70,9 | 59,3 |
| Bosmina sp. | 10,05 | 7,73 | 3,56 |
| Chydorus sp. | 0,02 | 0,40 | — |
| Остатки Cladocera | — | 8,82 | — |

Анализ гидробиологических проб этого периода в р. Анти-Паюта подтверждает сказанное об изменении состава пищи ряпушки. С наступлением зимы и понижением температуры воды из планктона заметно выпадают кладоцеры, в частности дафнии и босмины. В конце ноября — в декабре в пробах кладоцеры встречались единично. В январе, кроме циклопов, диаптомусов и эфиппии дафний, как в реке, так и в губе почти не находили каких-либо живых организмов. Численность рачков в течение всей зимы колебалась от 10 до 75 экз. в 1 м³ воды. Если принять во внимание ничтожные размеры и вес тела этих рачков, то можно себе представить, насколько небогатой является биомасса зимнего планктона исследованных нами участков Тазовской губы.

В бухте «Двух чумов» (северная часть губы) в октябре и ноябре ловилась в основном отнерестовавшая ряпушка. При вскрытии пищеварительных трактов и анализе их было обнаружено, что сразу же после нереста рыба начинает усиленное питание, и уже к 11 ноября нам не встречалось ни одного экземпляра ряпушки с пустым или слабо наполненным пищеварительным трактом. Средний индекс наполнения, 10 октября равнявшийся 67,5, к 11 ноября увеличился до 168,6. Качественный состав пищи и соотношение ее компонентов приведены в табл. 2.

Ноябрьское питание отличается увеличением количества заглоченных копепод и соответственно — уменьшением количества кладоцер, что стоит в связи с исчезновением их из планктона.

В течение последующих зимних месяцев (январь — март) в промыс-

ловых уловах ряпушки было мало; анализ кишечников у единичных экземпляров не указывает на прекращение питания ряпушки зимой, но говорить об активном питании ее в этот период нет основания. По нашим анализам, 50% вскрытых рыб имело пустые желудки, а остальные ряпушки имели слабо или средне наполненные пищеварительные тракты.

Таблица 2

**Состав пищи ряпушки в бухте «Двух чумов» (в %)**

| Показатели | 10.X 1950 | 11.XI 1950 |
|---|---|---|
| Средний индекс наполнения . . . | 67,5 | 168,6 |
| Компоненты питания в %: | | |
| Gammaridae . . . . . | 1,6 | — |
| Cyclops sp. . . . . | 1,3 | 9,4 |
| Diaptomus sp. . . . . | — | 0,4 |
| Daphnia longispina . . . . . | 91,0 | 88,1 |
| Bosmina sp. . . . . | 5,6 | 2,1 |
| Chydorus sp. . . . . | 0,5 | — |

Снижение интенсивности питания ряпушки зимой объясняется, видимо, отсутствием достаточного количества корма. Анализ гидробиологических проб в районах промысла ряпушки (разрез мыс Поворотный — бухта «Двух чумов» и разрез бухта Лагуна — р. Янто-Сале-Паюта) свидетельствует о крайней бедности качественного и количественного состава зимнего планктона. Во многих пробах не найдено живых организмов, в других — количество их ничтожно: 10—25 экз. в 1 м³ воды с преобладанием мелких циклопов, диаптомусов; иногда встречались покоящиеся стадии кладоцер.

## Весеннее питание

В апреле и мае анализировалась ряпушка, выловленная у мыса Трехбугорного в прибрежной зоне и в 4—6 км от берега. Желудки особей, пойманных 5 и 12 апреля, содержали очень мало кладоцер, основная масса пищи приходилась на копепод. Индекс наполнения желудков таких особей — от 5,0 до 13,2. В мае потребление пищи ряпушкой почти прекратилось; питающихся рыб было всего 5,0%, причем пища содержалась, как правило, лишь в кишечнике в переваренном виде.

Как показывает анализ гидробиологических проб, планктон в апреле и мае у мыса Трехбугорного беден (10—20 экз м³); естественно, что рыбы не находят здесь достаточного количества пищи.

## Выводы

1. В Тазовской губе ряпушка питается круглый год.
2. Снижение или прекращение подлёдного питания связано, видимо, с отсутствием кормовых объектов, что подтверждают пробы, взятые на питание, и одновременный анализ планктонных проб.
3. В течение года отмечены два максимума питания ряпушки: первый — в начале лета (июль) и второй — после нереста (ноябрь).
4. Пища ряпушки в губе и ее притоках состоит исключительно из планктонных рачков — Cladocera и Copepoda, с преобладанием в летний период Cladocera, в зимнее время — Copepoda.

## Литература

Зенкевич Л. А., 1931. Материалы по питанию рыб, Докл. I сессии Гос. океаногр. ин-та, вып. 4.

Пирожников П. Л., 1945. О питании сиговых в предустьевых районах, Зоол. журн., т. XXIX, вып. 2.

Пробатов А. Н., 1947. Об особенностях в питании рыб водоемов Крайнего Севера, ДАН СССР, т. VI, № 6.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIV 1955 ВЫП. 1

# РАЗВИТИЕ ВИСЦЕРАЛЬНОЙ МУСКУЛАТУРЫ У ХВОСТАТЫХ АМФИБИЙ

Акад. И. И. ШМАЛЬГАУЗЕН

Зоологический институт АН СССР

Замена водного дыхания воздушным привела у всех наземных позвоночных к глубокой перестройке висцерального аппарата. Жаберный скелет редуцировался. Его остатки использованы для построения гортани. Гиоидная дуга преобразована в своей вентральной части вместе с остатками передних жаберных дуг в подъязычный аппарат, а в дорсальной части (подвесок) — дала начало слуховой косточке.

Эта перестройка захватила, конечно, не только скелет, но и мускулатуру, кровеносную и нервную систему. Низшие наземные позвоночные — амфибии сохранили, однако, в своем личиночном состоянии водный образ жизни и жаберное дыхание. Соответственно у них сохранилось и относительно примитивное, «рыбье» строение висцерального аппарата с его скелетом, мускулатурой, нервами и кровеносными сосудами. Это дает возможность проследить за их преобразованиями при переходе к вполне наземной жизни.

О развитии сосудистой системы висцерального аппарата амфибий сообщалось в моих предыдущих работах. В настоящей статье я хочу вкратце осветить вопрос о преобразованиях висцеральной мускулатуры рыб в личиночном висцеральном аппарате хвостатых амфибий (дальнейшие преобразования этой мускулатуры у наземных позвоночных относительно хорошо изучены).

## 1. Мускульные зачатки висцеральных дуг у рыб и у амфибий

У селахий висцеральная мускулатура развивается за счет стенок участков целомической полости, лежащих внутри первичных жаберных перегородок. Они превращаются в плоские ленты, проходящие вдоль каждой жаберной перегородки и дающие затем начало мускульным пластинкам, разрастающимся в местах развития более крупных мышц. Большая часть мускульного зачатка лежит в наружной части каждой жаберной перегородки — латерально и несколько позади от закладки скелета и артериальной дуги. Только в средней части каждой жаберной перегородки развивается мускульный зачаток, лежащий медиально от средних отделов жаберной дуги скелета. Это закладки наиболее глубоких мышц — musculi adductores arcuum. В области челюстной дуги подобный зачаток достигает значительного развития и образует мощную челюстную мышцу — m. adductor mandibulae. Вся остальная — латеральная — часть мускульной ленты дифференцируется в свою очередь на поверхностную мышцу — m. constrictor superficialis, в которой различают дорсальную, медиальную и вентральную области, и ряд более глубоких мышц. У селахий так развиваются в дорсальной области зачатки m. interarcuales dorsales, соединяющие верхние концы последовательных жаберных дуг, в средней области — m. interbranchiales (s. interradiales), связывающие

сплошной лентой лучи каждой жаберной дуги, и в вентральной области — m. interarcuales ventrales. В челюстной и гиоидной областях развиваются дорсальные мышцы, прикрепляющиеся к черепу и поднимающие верхние отделы этих дуг — m. levator palatoquadrati и m. retractor hyomandibularis.

У рыб с костным скелетом в жаберных перегородках неразличимы явные целомические полости и мускульные ленты. Однако висцеральная мускулатура дифференцируется в тех же местах в сплошной массе миогенной мезенхимы, располагающейся вдоль наружной части первичных жаберных перегородок.

Массы миогенной мезенхимы образуют метамерно расположенные зачатки — мускульные дужки — соответственно каждой будущей висцеральной дуге. В челюстной дуге главная масса мезенхимы концентрируется несколько глубже и впереди от скелета и артериальной дуги. Это зачаток челюстной мышцы — m. adductor mandibulae. Поверхностная мускулатура развивается здесь только вентрально между ветвями нижней челюсти m. intermandibularis. В гиоидной дуге развиваются дорсальные мышцы — m. retractor hyomandibularis и неразрывно связанная с нею позади m. opercularis, притягивающая жаберную крышку. В средневентральной части гиоидной дуги развиваются m. hyo-hyoideus, сплошной лентой связывающий гиоидные лучи скелета (жаберной перепонки),— явный гомодинам m. interbranchiales жаберных дуг. Вентрально дифференцируется здесь поверхностный m. interhyoideus как вентральный остаток поверхностного общего сжимателя соответствующей области у селахий.

В жаберных дугах первичный мускульный зачаток располагается снаружи и несколько позади артериальной дуги. Наиболее глубокие m. adductores arcuum у высших рыб редуцируются. Редуцируется также поверхностный сжиматель. В средней части жаберных перегородок развиваются — вместо сплошного m. interbranchialis селахий — многочисленные мышечные пучки, идущие к основаниям жаберных лепестков. Вентрально между дугами формируются, как и у селахий, m. interarcuales ventrales. Наконец, в дорсальной части мускульных зачатков каждой жаберной дуги дифференцируются у высших рыб мышцы, подтягивающие жаберные дуги к черепу — m. levatores arcuum. Это производные дорсальной части общего сжимателя, которые у селахий обособлены в виде m. interarcuales dorsales. У высших рыб они, по меньшей мере в первых дугах, перенесли место своего отхода с концов дуг на слуховую область черепной коробки.

У амфибий первые зачатки висцеральной мускулатуры обнаруживаются, как и у высших рыб, в виде сплошных масс мезенхимных клеток, лежащих в первичных жаберных перегородках снаружи от соответствующих жаберных дуг. Эти мускульные дужки располагаются метамерно, соответственно расчленению всего висцерального аппарата (рис. 1). Однако в положении и диференцировке первого зачатка (в челюстной дуге) и в дифференцировке второго (в гиоидной дуге) у амфибий, как и у рыб, имеются свои характерные особенности.

Зачаток мускулатуры челюстной дуги весьма массивен и располагается впереди и медиально от зачатков скелета и челюстной артериальной дуги (рис. 1). Зачаток гиоидной мускулатуры также весьма объемист, но располагается, как и мышечные зачатки жаберных дуг, позади и латерально от соответствующих частей скелета (рис. 2, 5 и 6). Артериальной дуги здесь у амфибий нет. Это различие объясняется различным происхождением соответствующих мышц. Ранний зачаток челюстной мускулатуры представляет одну лишь медиальную часть типичного зачатка сегментальной мышцы висцерального аппарата низших рыб — часть, соответствующую закладке m. adductor arcus branchialis. Она и дает начало челюстной мускулатуре — m. adductor mandibulae, которая

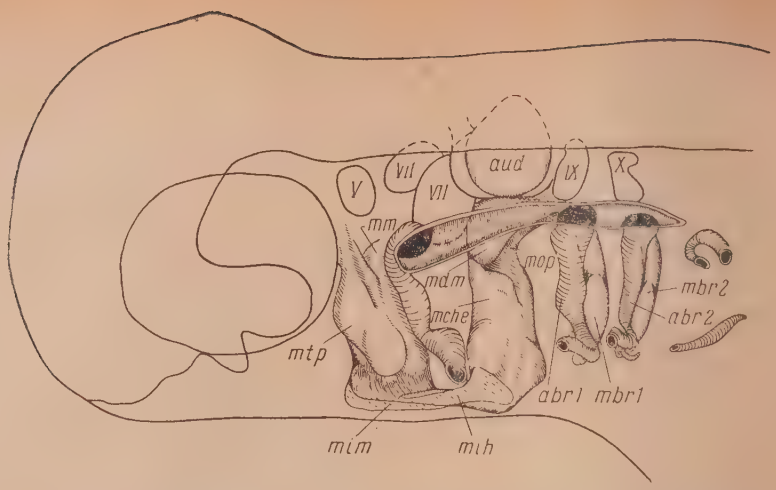


Рис. 1. Hynobius Kayserlingii, зародыш около 9 мм длиной. Реконструкция закладок висцеральной мускулатуры на стадии мезенхимных сгущений и артериальных дуг в сагиттальном разрезе. Вид изнутри

*abr 1,2* — жаберные артериальные дуги, *aud* — слуховой пузырек, *mbr 1, 2* — зачатки жаберной мускулатуры первой и второй дуги, *mche* — m. ceratohyoideus externus, *mdm* — m. levator hyoidei (depressor mandibulae), *mih* — m. interhyoideus, *mim* — m. intermandibularis, *mm* — m. masseter, *mtp* — m. temporalis, *V — X* — зачатки головных ганглиев, *mop* — провизорный зачаток m. opercularis

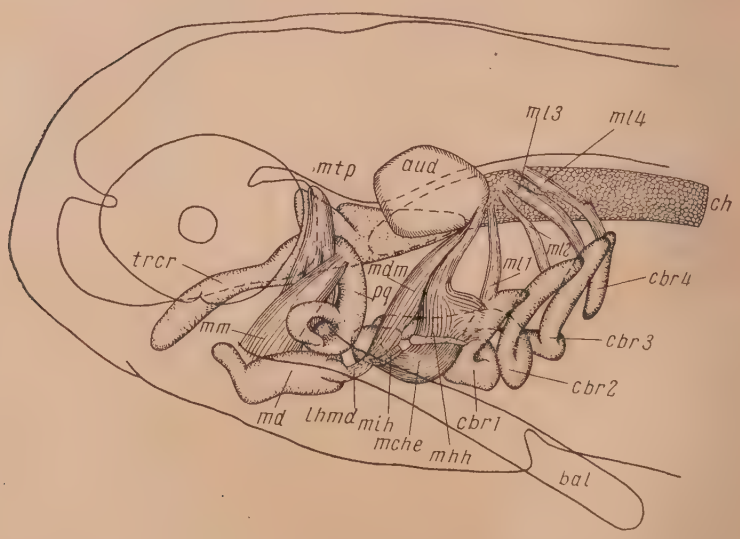


Рис. 2. Hynobius Kayserlingii, зародыш 11 мм длиной. Реконструкция скелета головы и дорсальной части закладок висцеральной мускулатуры. Вид снаружи. Зачатки m. hyo-hyoideus и m. interhyoideus перерезаны, чтобы показать лежащий под ними зачаток m. ceratohyoideus externus

*aud* — слуховой пузырек, *bal* — балансер, *cbr 1 — 4* — жаберные дуги (ceratobranchialia), *ch* — хорда, *lhmd* — гиомандибулярная связка, *mche* — m. ceratohyoideus externus, *md* — нижняя челюсть, *mdm* — m. depressor mandibulae, *mhh* — m. hyo-hyoideus, *mih* — m. interhyoideus, *ml 1 — 4* — m. levatores arcuum branchialium 1—4, *mm* — m. masseter, *mtp* — m. temporalis, *trcr* — trabeculae cranii, *pq* — palatoquadratum

в дальнейшем дифференцируется на глубокую височную мышцу — m. temporalis — и более поверхностную жевательную — m. masseter (рис. 1 и 2). Только в вентральной своей части мускульный зачаток разрастается позади ветвей нижней челюсти и дает начало поверхностной m. intermandibularis (рис. 1 и 3) — остатку общего сжимателя соответствующей области у низших рыб.

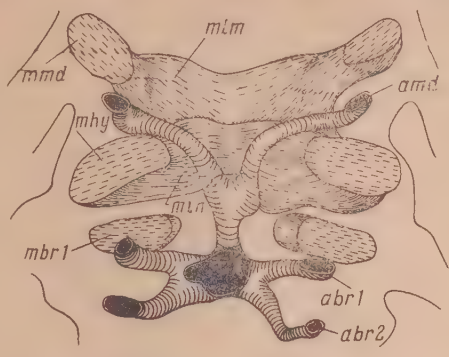


Рис. 3. Hynobius Kayserlingii, зародыш 8,5 мм длиной. Реконструкция вентральной части закладок мускулатуры головы и артериальных дуг. Вид сверху

*abr 1, 2* — жаберные артериальные дуги, *amd* — челюстная артериальная дуга, *mbr 1* — вентральный конец мышечного зачатка первой дуги, *mhy* — мышечный зачаток гиоидной дуги, *mih* — m. interhyoideus, *mim* — m. intermandibularis, *mmd* — мышечный зачаток челюстной дуги

Зачаток гиоидной мускулатуры имеет более сложный состав и содержит ряд существенных элементов сегментальной мышцы висцерального аппарата рыб. Он занимает вполне типичное положение, однако и в нем рано намечаются дальнейшие, частью весьма своеобразные, дифференцировки мышц. Как и у рыб, в составе гиоидной мускулатуры нет мышцы, соответствующей аддуктору в жаберных дугах селахий.

Зачатки жаберных мышц имеют гораздо менее значительный объем и дифференцируются несколько позднее. Мезенхима в этих зачатках более рыхлая. По мере развития личинки и разрастания жаберных перегородок она распадается, и лишь после этого на ее месте начинается концентрация закладок отдельных дорсальных мышц — m. levatores arcuum branchialium (рис. 2 и 4). Несколько позднее развиваются вентральные m. interarcuales и, наконец, в виде отдельных пучочков — мускулатура жаберных перегородок и наружных жабер [гомологи m. interbranchiales (septales) рыб, см. Шмальгаузен, 1954].

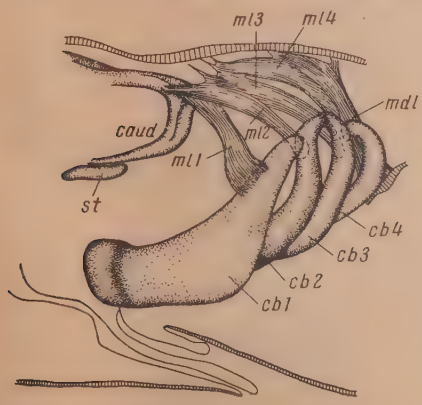


Рис. 4. Ranodon sibiricus, личинка 24 мм длиной. Реконструкция жаберных дуг скелета и дорсальных мышц. Вид сбоку

*caud* — слуховая капсула, *cb 1—4* — жаберные дуги (ceratobranchialia), *ml 1* — m. dorso-laryngeus, *ml 1—4* — m. levatores arcuum branchialium 1—4, *st* — stapes

Таким образом, у хвостатых амфибий закладывается вся типичная жаберная мускулатура высших рыб. Эта мускулатура оказывается у амфибий весьма мало измененной. Сохраняется даже некоторое сходство в деталях, как, например, известная обособленность закладки m. levator arcus branchialis I и, наоборот, взаимосвязь закладок m. levatores следующих позади жаберных дуг (рис. 4). Сзади эти зачатки переходят без перерыва в зачаток мышцы, идущей к гортани (m. dorso-laryngeus), доказывая этим происхождение гортанных хрящей из частей последней жаберной дуги (рис. 4). Медиальная мускулатура, представленная у низших рыб в виде m. interbranchiales, сохранилась и в жаберных перегородках амфибий. Она развивается, как у высших рыб, в виде отдельных мускульных пучков, вступающих затем в связь с основаниями жаберных лепестков, и дает начало мышцам наружных жабер. Описание развития этой мускулатуры было дано в предшествующем сообщении.

Как видно, у амфибий в области висцерального аппарата развивается та же мускулатура, что и у рыб. В частности, в связи с жаберным аппаратом обособляются дорсально m. levatores arcuum, как у высших рыб. Медиально развиваются септальные мышцы жаберных лепестков, как у высших рыб. В связи с преобразованием жабер в наружные преобразуется и эта мускулатура. Однако ее гомология устанавливается с полной достоверностью (Шмальгаузен, 1954). Вентрально зачатки жаберной мускулатуры образуют, как и у рыб, m. interarcuales, которые дифференцируются затем на дальнейшие подразделения [m. ceratohyoideus internus, m. ceratohypobranchiales, m. subceratobranchiales (Drüner)]. Сходство с рыбами во всем этом очень велико.

Более значительными оказываются преобразования мускулатуры в области гиоидной дуги.

## 2. Гиоидная мускулатура рыб и амфибий

Уже у хрящевых рыб в дорсальной части мускульного зачатка гиоидной дуги рано развивается большая мускульная масса, поднимающаяся к черепной коробке в области слуховой капсулы. Это закладка m. levator s. retractor hyomandibularis. У осетровых рыб эта мышца развивается особенно рано и достигает большой мощности в связи с формированием аппарата выдвижного рта. У всех рыб с костным скелетом она отходит от слуховой области черепа и прикрепляется на внутренней стенке подвеска (hyomandibulare). Вследствие изменения положения hyomandibulare из наклонного в вертикальное у высших рыб (Holostei, Teleostei) меняется направление его движений, и указанная мышца получает название m. adductor hyomandibularis. У двоякодышащих рыб одновременно с развитием аутостилии hyomandibulare редуцируется, а m. retractor (adductor) hyomandibularis переносит свое прикрепление на далее вентрально лежащую часть гиоидной дуги — на верхний конец собственно гиоида (ceratohyale). Мышца получает теперь название m. levator hyoidei.

У всех рыб с костным скелетом задний край hyomandibulare служит опорой для костной жаберной крышки — operculum. M. retractor (adductor) hyomandibularis, разрастаясь назад, прикрепляется и к внутренней стороне этой крышки. У более примитивных рыб с костным скелетом — у осетровых и многоперов (Polypterus) m. retractor hyomandibularis позади без перерыва переходит в m. opercularis. Обе мышцы вместе являются неразделимым целым: одна, в сущности, широкая мышца отходит от боковых стенок черепа под слуховой капсулой и прикрепляется на широком пространстве к внутренней стороне hyomandibulare и далее позади к внутренней стенке operculum. У высших рыб с костным скелетом оперкулярная мышца обособляется и дифференцируется, распадаясь на несколько самостоятельных мышц. Однако у двоякодышащих, несмотря на редукцию подвеска, сохраняются еще примитивные соотношения — m. levator hyoidei позади без перерыва переходит в m. opercularis.

В медиальной области зачатка гиоидной мускулатуры развивается у рыб с костным скелетом m. hyo-hyoideus, располагающийся в жаберной перепонке между лучами гиоида (radii branchiostegi) и являющийся сериальным гомологом m. interbranchiales жаберных дуг. Наконец, вентрально между гиоидами обеих сторон развивается поверхностный m. interhyoideus как остаток поверхностного общего сжимателя (m. constrictor superficialis).

У амфибий, несмотря на глубокую перестройку гиоидной мускулатуры, связанную с преобразованием механизма дыхания, с редукцией hyomandibulare и жаберной крышки, можно установить наличие тех же мышц, которые мы только что отметили как характерные для рыб

с костным скелетом. Особенно велико сходство с низшими их представителями — осетровыми, многоперами (Polypterini) и двоякодышащими. Гомология этих мышц легко устанавливается при изучении их эмбрионального развития.

Ранний зачаток гиоидной мускулатуры представлен у зародышей хвостатых амфибий поверхностным сгущением миогенной мезенхимы, отличающимся от зачатков жаберной мускулатуры ранних стадий лишь значительно большей массивностью. В особенности утолщенной является передняя часть дорсального конца зачатка, лежащего как раз под слуховым пузырьком (рис. 1). Она образует значительное вздутие на медиальной стороне зачатка (рис. 1, 5 и 6). Это вздутие вступает своим нижним концом в связь с верхним концом гиоида (рис. 5 и 6). По положению дорсальная масса миогенной ткани гиоидной области вполне соответствует закладке m. retractor hyomandibularis осетровых рыб. Однако в связи с редукцией подвеска (hyomandibulare) эта мышца, как и у двоякодышащих рыб, прикрепляется на ранних стадиях развития хвостатых амфибий к верхнему концу гиоида, т. е. выступает в роли m. levator hyoidei. На несколько более поздних стадиях нижний конец этой мышечной закладки начинает расти вниз и вперед, перемещаясь вдоль гиомандибулярной связки (рис. 2). M. levator hyoidei переносит, таким образом, свое прикрепление по указанной связке вперед, на задний угол нижней челюсти. Зачаток m. levator hyoidei превращается таким образом, в мышцу, опускающую нижнюю челюсть — m. depressor mandibulae. Такая смена функций оказалась возможной вследствие наличия гиомандибулярной связки, соединяющей не только у амфибий, но и у рыб верхний конец гиоида с углом нижней челюсти. Зачаток этой мышцы переходит под слуховой капсулой позади в широкую, но очень плоскую ленту, спускающуюся вниз и назад (рис. 5 и 6). Внизу она приобретает более значительную толщину и ложится затем в виде довольно массивного зачатка позади верхнего конца гиоида. В своей дорсальной лентовидной части описываемая закладка занимает в точности положение зачатка m. opercularis осетровых и двоякодышащих рыб. Вряд ли могут быть сомнения в их гомологии. Соответственно редукции жаберной крышки этот зачаток имеет в своей дорсальной части явно рудиментарный характер. Он представлен лишь тонким слоем рыхло связанных миогенных клеток. Однако

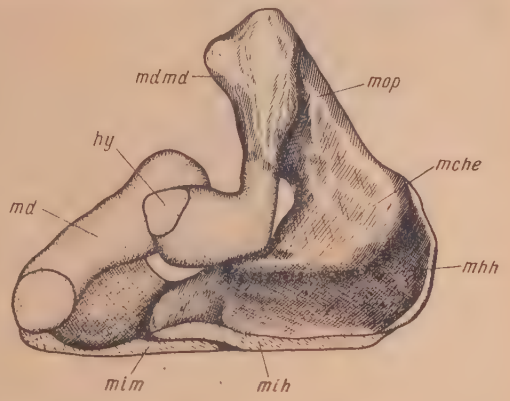


Рис. 5. Hynobius Kayserlingii, зародыш 9 мм длиной. Пластическая реконструкция зачатка гиоидной мускулатуры. Изображение модели с медиальной стороны

*hy* — гиоид, *md* — нижняя челюсть, *mche* — зачаток m. ceratohyoideus externus (растет вниз и вперед под гиоид), *mdmd* — m. levator hyoidei (depressor mandibulae), *mhh* — m. hyo-hyoideus (отслаивается снаружи от *mche*), *mih* — m. interhyoideus, *mim* — m. intermandibularis, *mop* — m. opercularis

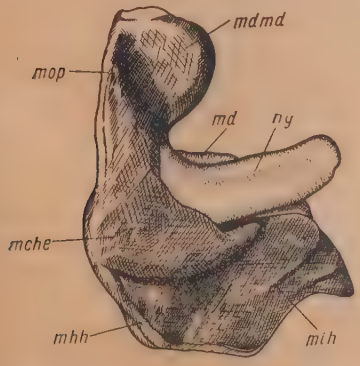


Рис. 6. Hynobius Kayserlingii, та же модель, вид сзади. Обозначения те же, что на рис. 5.

в вентральном направлении этот слой постепенно утолщается и уплотняется, превращаясь в хорошо оформленный зачаток мышцы, лежащей позади верхнего конца гиоида. Он загибается вниз и вперед под гиоидом.

На несколько более поздних стадиях эта средняя часть закладки гиоидной мускулатуры расслаивается, начиная с вентральной стороны, на глубокий мышечный зачаток, растущий непосредственно вдоль гиоида (рис. 5 и 6), и поверхностную мускульную пластинку, разрастающуюся в оперкулярной складке и далее вентрально до соединения с соответствующим зачатком противоположной стороны (рис. 3, 5 и 6). Эта вентральная пластинка представляет совместный зачаток m. interhyoideus и interbranchialis I (Drüner) хвостатых амфибий. По развитию и иннервации она гомологична m. constrictor superficialis гиоидной области. Глубокий же зачаток, растущий вперед под гиоидом, представляет закладку m. ceratohyoideus externus (Drüner). Эта мышца, характерная для хвостатых амфибий, не имеет, повидимому, гомолога среди висцеральных мышц у рыб (Drüner). Однако ее онтогенез указывает на источники ее образования и вероятные пути развития. Так как она развивается в качестве непосредственного продолжения m. opercularis, можно думать, что она представляет собой результат вентрального разрастания именно этой мышцы. Дело в том, что жаберная крышка по мере иммобилизации верхней челюсти (развития аутостилии) и последующей редукции подвеска (hyomandibulare) теряла свою функцию сначала в своей дорсальной части (operculum). При переходе к гулярному типу дыхания в дыхательных движениях участвовали лишь жаберная перепонка (membrana branchiostegi) и нижняя часть жаберной крышки (suboperculum). Естественно, что прикрепление m. opercularis перемещалось под жаберной крышкой в вентральном направлении. Здесь эта мышца вскоре нашла новую опору на пододвигавшихся под жаберную крышку концах гиоида и первой жаберной дуги. После полной редукции жаберной крышки глубокая часть мышцы продолжала служить связующим звеном между гиоидом и первой жаберной дугой. Она продолжала разрастаться между обеими дугами вниз и вперед, превратившись в большую новую мышцу — m. ceratohyoideus externus. Так как конец гиоида фиксирован в своем положении рядом связок, то эта мышца перемещает первую дугу, а вместе с нею и весь жаберный аппарат, подтягивая его вперед и вниз. Вся дорсальная часть m. opercularis окончательно потеряла свою функцию и полностью редуцировалась.

Более поверхностные слои медиальной части общего зачатка оперкулярно-гиоидной мышцы разрастались от тех же концов гиоида и первой жаберной дуги под поверхностью оперкулярной складки вниз, где соединились с волокнами вентральной части общего сжимателя (m. constrictor superficialis VII), который известен под названием m. interhyoideus. Таким образом, развивается широкий поверхностный мускульный слой, заполняющий всю оперкулярную складку амфибий и получивший чисто топографическое обозначение — m. interbranchialis I. По происхождению — это гиоидная мышца, и иннервируется она гиоидной ветвью лицевого нерва. По положению, связям и иннервации она гомологична m. hyo-hyoideus рыб. Вентрально она без перерыва переходит в закладку, лежащую также поверхностно и впереди от нее, между ветвями нижней челюсти m. interhyoideus. Этот гомолог одноименной мышцы рыб представляет собой вентральную часть того же общего сжимателя (m. constrictor superficialis VII). Обе эти мышцы имеют одинаковое происхождение и у молодых личинок неразграничимы. Передняя мышца — m. interhyoideus развивается из вентральной части общего сжимателя, задняя мышца — m. hyo-hyoideus — из медиальной части общего сжимателя той же гиоидной области (VII).

У рыб при редукции жаберной крышки и лучей жаберной пере-

понки наблюдается также поверхностное разрастание соответствующих мышц — m. opercularis и m. hyo-hyoideus, что приводит у двоякодышащих и даже у многоперов к возникновению картин, весьма сходных с описанным распространением этих мышц в оперкулярной складке у амфибий. Для сравнения я привожу здесь изображения вентральной мускулатуры головы взрослой саламандры (рис. 7) и многопера (рис. 8). Ввиду явной гомологии мышцы оперкулярной складки амфибий и m. hyo-hyoideus рыб я сохранил бы для личинок амфибий и ее название, принятое для рыб.

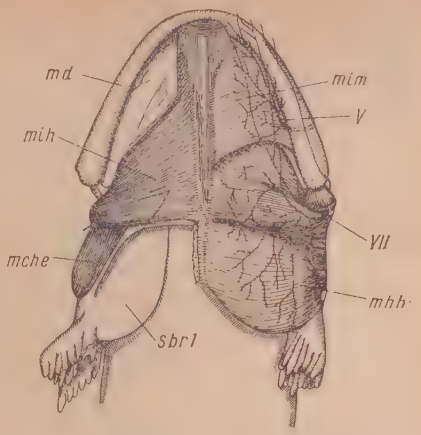


Рис. 7. Salamandra maculosa. Вентральная мускулатура головы, по Л. Дрюнеру

*mche* — m. ceratohyoideus externus, *mhh* — m. hyo-hyoideus, *md* — нижняя челюсть, *mih* — m. interhyoideus, *mim* — m. intermandibularis, *V*, *VII* — нижнечелюстная ветвь тройничного и гиоидная ветвь лицевого нервов, *sbr 1* — первая жаберная перегородка

Во время метаморфоза у амфибий происходит ряд изменений в мускулатуре, которые делают для нас понятными дальнейшие ее дифференцировки у наземных позвоночных. Эти изменения описаны Л. Дрюнером, и я на них не буду останавливаться. Отмечу только, что с редукцией жаберного аппарата естественно исчезают и движущие его мышцы: m. ceratohyoideus externus, m. levatores arcuum branchialium 1 и 2 и мышцы наружных жабер (m. erectores et depressores branchiarum). M. levatores arcuum branchialium 3 и 4 дают начало новой мышце, идущей к глотке. Задняя часть m. interhyoideus переносит место своего прикрепления с гиоида по гиоквадратной связке вперед, на quadratum. M. hyo-hyoideus (m. interbranchialis, I, Drüner) с приростанием оперкулярной складки разрастается назад, охватывая шею, и дает начало шейной мышце наземных позвоночных — m. sphincter colli. M. depressor mandibulae состоит у личинок из более мощной глубокой части и сравнительно тонкой поверхностной. Последняя развивается прогрессивно, а глубокая порция дегенерирует во время метаморфоза. Л. Дрюнер полагал, что в этом случае происходит вытеснение личиночной глубокой мышцы, иннервируемой лицевым нервом, дефинитивной поверхностной мышцей, имеющей смешанную иннервацию (VII + IX). Однако по Г. Когхиллу (Coghill, 1902), комиссура VII—IX содержит только чувствующие волокна, и, следовательно, весь m. depressor mandibulae снабжается двигательными волокнами только от лицевого нерва. Причину замещения личиночной глубокой (и задней) порции m. depressor mandibulae дефинитивной поверхностной (и передней) следует искать в изменении положения quadratum, который во время метаморфоза поворачивается в стороны, широко раздвигая челюстные суставы. Первичная

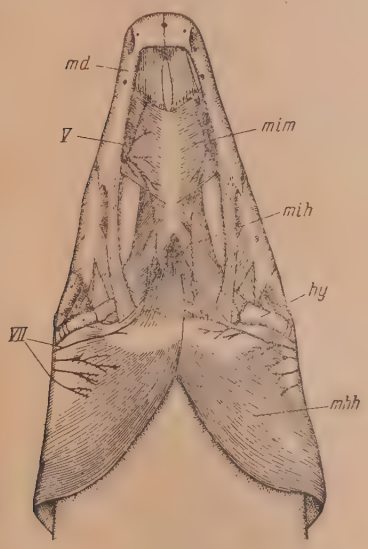


Рис. 8. Polypterus bichir. Вентральная мускулатура головы, по Эллису

*hy* — гиоид. Остальные обозначения те же, что на рис. 7

часть мышцы лежит в глубине и позади, так как она развивается первоначально, согласно своему происхождению, в связи с верхним концом гиоида. Позднее она перемещает свое прикрепление по гиомандибулярной связке вперед и наружу, к углу нижней челюсти. Мышечные волокна, развивающиеся позднее, ко времени метаморфоза, возникают сразу на новом месте впереди и снаружи от исходной массы волокон.

Для более удобного обзора гомологий в пределах висцеральной мускулатуры хвостатых амфибий я предлагаю две таблички.

**Глубокая мускулатура**

| Мускулатура | Иннервация | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | V | | VII | | IX и X | |
| | рыбы | личинки амфибий | рыбы | личинки амфибий | рыбы | личинки амфибий |
| Дорсальная | m. levator palatoquadrati | m. levator bulbi | m. retractor hyomandibularis | m. depressor mandibulae | m. interarcuales dorsales | — |
| | | | m. opercularis | | m. levatores arcuum branchialium | |
| Медиальная | m. adductor mandibulae | m. temporalis<br>m. masseter | — | m. ceratohyoideus externus | m. adductores arcuum | — |
| Вентральная | — | — | — | — | m. interarcuales ventrales | (m. ceratohyoideus int., m. hypoceratobranchiales, m. subceratobranchiales) |

**Поверхностная мускулатура**

| Мускулатура | Иннервация | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | V | | VII | | IX и X | |
| | рыбы | личинки амфибий | рыбы | личинки амфибий | рыбы | личинки амфибий |
| Медиальная | — | — | m. hyo-hyoideus | (m. interbranchialis, Drüner) | m. interbranchiales s. septales | m. arrectores branchiarum, m. depressores branchiarum |
| Вентральная | m. intermandibularis | | m. interhyoideus | | m. constrictor ventralis | (m. hyopharyngeus) |

## 3. Оперкулярная складка хвостатых амфибий и ее мускулатура

Жаберные перегородки обособляются друг от друга одновременно с развитием лежащих между ними жаберных щелей. С развитием и прорывом первой жаберной щели происходит обособление первой жаберной перегородки от гиоидной перегородки. Эта последняя, однако, не отделяется от челюстной области, так как спиракулярная щель рудиментарна и наружу не прорывается. Поэтому гиоидная перегородка оказывается односторонней — она только задней своей поверхностью ограничивает жаберную полость (первой щели). Подобно жаберным перегородкам она направлена назад и вниз. Однако она сильнее разрастается, образуя в своей периферической части складку, покрывающую не только первую жаберную щель, но и последующие. Поэтому жаберные щели и жаберные перегородки четырех жаберных дуг видны снаружи только при поднятой гиоидной складке (или при оттягивании жаберного аппарата назад). Таким образом, гиоидная складка, покрытая обычными кожными покровами, занимает место оперкулярной складки рыб.

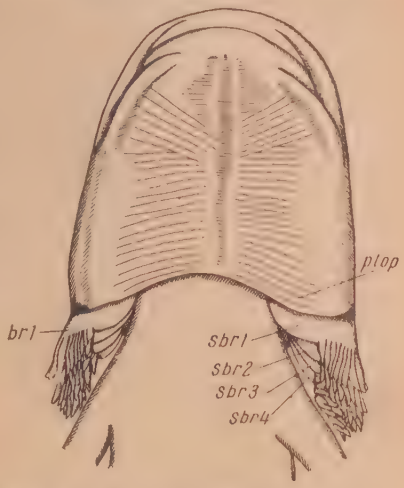


Рис. 9. Ranodon sibiricus, личинка 32 мм длиной. Вид головы снизу

*br 1* — первая наружная жабра, *plop* — оперкулярная складка, *sbr 1–4* — жаберные перегородки

Поскольку весь жаберный аппарат в своей дорсальной части редуцирован, жаберные дуги представлены только вентральными их отделами (ceratobranchialia и hypobranchialia), а жаберные щели лежат ниже соответствующих наружных жабер (т. е. первая щель ниже первой жабры и т. д.), то и оперкулярная складка развита лишь в своей вентральной части (рис. 9). Оперкулярная складка покрывает жаберные щели, но не покрывает оснований наружных жабер. Лишь у примитивных хвостатых амфибий она поднимается (как и первая щель) несколько выше и частично прикрывает нижнюю часть тела первой наружной жабры.

Редукцию жаберной крышки у некоторых рыб мы ставили в связь с переходом на гулярный тип дыхания при иммобилизации челюстей и с последующей заменой всасывающего механизма дыхания нагнетательным (по Воскобойникову). Этот переход сопровождается редукцией всей дорсальной половины жаберного аппарата у многоперых рыб (Polypterini), у кистеперых и у двоякодышащих. То же самое происходило, очевидно, и у предков наземных позвоночных, у которых этот процесс зашел еще дальше и привел к полной утрате костной жаберной крышки (рудименты praeoperculum и даже suboperculum имелись только у древнейших известных стегоцефалов — у верхнедевонских Ichthyostegidae). Кожная оперкулярная складка осталась в своей вентральной части относительно развитой, однако характерные для нее кожные окостенения — бранхиостегалии и гулярные пластинки также утрачены. Гулярные пластинки и вообще скелет оперкулярной складки имели значение лишь при всасывающем механизме дыхания. С переходом к дыханию при посредстве нагнетания воды из ротовой полости в жаберный аппарат гулярные пластинки утратили свою функцию и редуцировались (они утрачены и современными двоякодышащими рыбами).

Вентрально оперкулярные складки поворачивают немного вперед и соединяются между собой по средней линии совершенно так же,

как у мальков некоторых примитивных рыб (особенно осетровых, цератода).

Жаберная крышка рыб движется в основном совместно с подвеском, к которому она прикрепляется, и за счет той же мускулатуры — m. retractor s. m. adductor hyomandibularis. Передняя, главная, часть этой мышцы прикрепляется к внутренней стороне hyomandibulare. Задняя порция той же мышцы переходит на внутреннюю сторону жаберной крышки — m. opercularis. Последняя обособляется у высших рыб и разбивается далее на несколько самостоятельных мышц, движущих жаберной крышкой. Жаберная перепонка высших рыб имеет также свою мышцу — m. hyo-hyoideus, которая сплошным слоем соединяет все лучи жаберной перепонки между собой. При переходе к гулярному типу дыхания и при последующей замене всасывающего механизма нагнетательным костные части жаберной крышки (в первую очередь operculum) отступают, прогрессивно развивается ее кожистая оторочка (осетровые, многоперы, двоякодышащие). Мышца жаберной перепонки — m. hyo-hyoideus разрастается вверх, в область кожистой оторочки жаберной крышки (Polypterus) и при редукции костей жаберной крышки соединяется далее с оперкулярной мышцей в одно целое (Dipnoi).

У личинок амфибий по мере развития оперкулярной складки в нее врастает поверхностная часть гиоидной мускулатуры, отслаивающаяся от более глубокого зачатка m. ceratohyoideus externus (рис. 5 и 6). По положению в оперкулярной складке, явно соответствующей жаберной перепонке рыб, эта мышца гомологична m. hyo-hyoideus. Дорсально она без перерыва переходит в общий зачаток гиоидной мускулатуры, который в этой своей части представляет остаток оперкулярной мышцы рыб. Таким образом, мускулатура оперкулярной складки амфибий идентична мускулатуре жаберной перепонки рыб. Особенно велико сходство с жаберной перепонкой многопера и двоякодышащих, так как у этих рыб, как и у амфибий, в этой перепонке отсутствуют характерные для высших рыб лучи костного скелета (рис. 7 и 8).

Ко времени метаморфоза жаберные щели зарастают, оперкулярная складка срастается с шейной областью тела животного и m. hyo-hyoideus разделяется на две мышцы: переднюю — m. subhyoideus (которая меняет направление волокон на продольное) и заднюю — m. sphincter colli (которая у рептилий разрастается назад в область шеи). M. ceratohyoideus externus во время метаморфоза исчезает. Так как эта мышца развивается в медиальной части гиоидной перегородки вдоль ее задней стенки, подобно тому как в жаберных перегородках развиваются musculi depressores branchiarum, то Л. Дрюпер считает их гомодинамами. Он полагал, что эта мышца является остатком мышцы, опускавшей наружную жабру гиоидной дуги. У нас, однако, нет никаких фактов, указывающих на прежнее существование гиоидной наружной жабры. Редукция гиоидной артериальной дуги, выраженная особенно резко именно у амфибий, противоречит этой гипотезе. Поэтому мне кажется гораздо более вероятным высказанное здесь предположение о разрастании оперкулярной мышцы в вентральном направлении вдоль гиоида. С утратой жаберного дыхания во время метаморфоза эта мышца, как движущая жаберный аппарат, полностью редуцируется.

## 4. Кровоснабжение оперкулярной складки

Жаберная крышка рыб снабжается кровью от гиоидной артериальной дуги, на пути которой у хрящевых, хрящекостных и некоторых костных рыб (Polypterus, Lepidosteus) лежит гиоидная полужабра, занимающая у высших рыб положение на внутренней стенке жаберной крышки. В ка-

честве оперкулярной жабры она сохраняется и у двоякодышащих рыб. Гиоидная артериальная дуга разделяется капиллярной сетью гиоидной полужабры на две артерии — вентральную, приносящую, и дорсальную, выносящую, артерии. Последняя впадает первоначально в корни аорты. Однако, уже начиная с хрящевых рыб, у гиоидной полужабры развивается затем второй выносящий сосуд — анастомоз между гиоидной и челюстной артериальными дугами, несущий артериальную кровь в спиракулярную ложножабру. После этого дорсальная артерия теряет связь с гиоидной полужаброй и сохраняется в виде артерии, снабжающей жаберную крышку и гиоидную мускулатуру от корней спинной аорты (оперкулярная артерия). Вентральная — приносящая гиоидная артерия исчезает у высших костных рыб вместе с редукцией гиоидной полужабры. Остатки вентральной части выносящей гиоидной артерии могут сохраниться в связи с гипобранхиальной артерией, снабжающей артериальной кровью подглоточную область висцерального аппарата.

У амфибий не сохранилось никаких следов гиоидной полужабры (по А. Брауеру, как будто имеются зачатки гиоидной полужабры у гимнофион,— Brauer, 1897) и гиоидная артериальная дуга полностью не развивается. Однако у них сохраняются остатки тех артериальных сосудов, которые развиваются у рыб за счет гиоидной артериальной дуги и снабжают кровью область жаберной крышки, именно: дорсальная и вентральная гиоидные артерии.

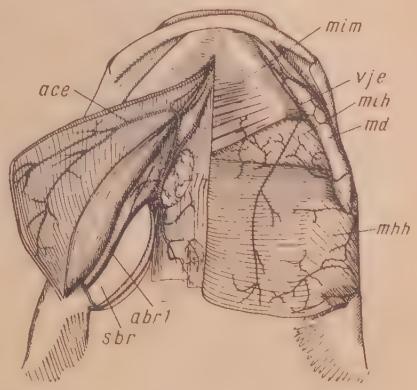


Рис. 10. Amblystoma mexicanum. Вентральная мускулатура аксолотля и ее кровоснабжение

*abr 1* — первая приносящая жаберная артерия *ace* — наружная сонная артерия, *md* — нижняя челюсть, *mhh* — m. hyo-hyoideus, *mih* — m. interhyoideus, *mim* — m. intermandibularis, *sbr* — первая жаберная перегородка, *vje* — наружная яремная вена

У хвостатых амфибий развивается дорсальная гиоидная артерия или ее производные в более или менее измененном виде. Исключительно примитивные соотношения найдены мною у Pleurodeles waltli (Шмальгаузен, 1953), у которого от внутренней сонной артерии отходит гиоидная артерия с ее типичной ветвью — орбитальной артерией. Сама гиоидная артерия огибает m. depressor mandibulae и спускается в вентральном направлении, снабжая кровью гиоидную мускулатуру. У молодых личинок других хвостатых амфибий иногда также закладывается типичная гиоидная артерия (иногда у Ranodon), однако она вскоре, и во всяком случае ко времени метаморфоза, переносит свой отход с сонной артерии на системную дугу аорты. В этом случае мы ее называли art. jugularis. Она полностью сохраняет за собой область снабжения гиоидной (оперкулярной) артерии. У бесхвостых амфибий сохраняются иногда и остатки вентральной гиоидной артерии (Шмальгаузен, 1953). У хвостатых амфибий вентральная гиоидная артерия, повидимому, не закладывается. От развивающейся в этой области наружной сонной артерии отходит крупная ветвь в мускулатуру опекулярной складки. Однако эта ветвь отходит не на месте, которое должна бы занимать гиоидная выносящая артерия, а далее впереди, примерно в области челюстной артериальной дуги (рис. 10). Вероятно, и здесь, в связи с развитием гипобранхиальной и далее наружной сонной артерии, гиоидная артерия перенесла место своего отхода вперед, в область, пограничную между гиоидной и челюстной мускулатурой. В эту же пограничную область проникает и ветвь яремной вены, собирающая кровь из мускулатуры оперкулярной складки (рис. 10).

## Выводы

1. В развитии висцеральной мускулатуры хвостатых амфибий обнаруживается исключительно большое сходство с развитием висцеральной мускулатуры рыб. Это сходство позволяет установить гомологию большей части мышц.

2. Так как переход к наземной жизни сопровождался особенно значительными преобразованиями в области гиоидной дуги (редукция hyomandibulare и жаберной крышки, развитие проводящего звук аппарата), то это было связано и со значительными перестройками в гиоидной мускулатуре. M. retractor hyomandibularis, преобразовавшийся с редукцией подвеска в m. levator hyoidei, закладывается в связи с гиоидом не только у двоякодышащих, но и у амфибий. Он лишь после этого переносит у амфибий свое прикрепление по гиомандибулярной связке на задний угол нижней челюсти и превращается таким образом в m. depressor mandibulae.

3. У хвостатых амфибий наблюдается закладка рудиментарной мышцы жаберной крышки (m. opercularis). Эта закладка разрастается в вентральном направлении и дает начало новой для хвостатых амфибий m. ceratohyoideus externus.

4. Медиальная часть зачатка гиоидной мускулатуры хвостатых амфибий дает начало поверхностной мышце оперкулярной складки, гомологичной m. hyo-hyoideus рыб. У наземных позвоночных она приобретает большое значение в виде m. sphincter colli и ее многочисленных производных.

5. Медиальные части зачатков жаберной мускулатуры дифференцируются в жаберных перегородках в виде отдельных мускульных пучков. Эти пучки отходят от задней поверхности жаберных дуг и идут к основаниям лепестков наружных жабер. По развитию и положению они гомологичны септальной мускулатуре внутренних жаберных лепестков высших рыб.

6. Развитие висцеральной мускулатуры амфибий дает превосходные примеры рекапитуляции исторических процессов. В особенности показательно развитие m. depressor mandibulae из дорсального зачатка гиоидной мускулатуры через промежуточный этап с функцией m. levator hyoidei. Показательно также развитие шейной мышцы m. sphincter colli из мускулатуры жаберной перепонки рыб и оперкулярной складки амфибий — m. hyo-hyoideus. Так же, повидимому, следует расценивать и развитие провизорной мышцы личинок хвостатых амфибий — m. ceratohyoideus externus из зачатка m. opercularis.

### Литература


Северцов А. Н., 1948. The head skeleton and muscles of Acipenser ruthenus, Acta Zool., 9, 1928 (Пер., Скелет и мускулатура головы Acipenser ruthenus, Собр. соч. т. 4, Изд-во АН СССР).

Шмальгаузен И. И., 1953. Развитие артериальной системы головы у хвостатых амфибий, Зоол. журн., т. XXXII, вып. 4. — 1953а. Первые артериальные дуги и развитие системы сонных артерий у амфибий, там же, вып. 5. — 1954. Развитие жабер, их кровеносных сосудов и мускулатуры у амфибий, там же, т. XXXIII, вып. 4.

Brauer A., 1897. Beitrag zur Kenntniss d. Entwicklungsgeschichte und Anatomie der Gymnophionen, Zool. J. Anat. u. Ont., 10.— 1899. То же, там же, 12.

Coghill G. E., 1902. The cranial nerves of Amblystoma tigrinum, J. Comp. Neurol., 12

Drüner L., 1902. Studien zur Anatomie der Zungenbein-, Kiemenbogen- und Kehlkopfmuskeln der Urodelen, I, Zool. J. Anat. u. Ont., 15.— 1904. То же, II, там же, 19

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIV 1955 ВЫП. 1

# МАТЕРИАЛЫ ПО ЭКОЛОГИИ И МОРФОЛОГИИ ТЕМНОБРЮХОГО УЛАРА И КЕКЛИКА

М. А. КУЗЬМИНА

Институт зоологии Академии наук КазССР

В последние годы, занимаясь изучением экологии отдельных видов птиц, я смогла довольно детально ознакомиться с образом жизни кеклика (Alectoris graeca dzungarica Sushk.), а также собрать ряд наблюдений по экологии темнобрюхого улара (Tetraogallus himalayensis sewertzowi Gray).

Большую помощь в сборе материала мне оказал лаборант Института зоологии Академии наук КазССР Е. Ф. Савинов, которому считаю свой долгом выразить здесь глубокую благодарность.

При беглом знакомстве с образом жизни и внешним строением кеклика и улара создается впечатление очень близкого морфологического и экологического сходства этих птиц. Однако при более детальном знакомстве с этими птицами выясняются глубокие различия в их образе жизни, повадках и морфологических особенностях.

В настоящей заметке я решила, основываясь преимущественно на собственных наблюдениях, сопоставить образ жизни и повадки улара и кеклика, а также подчеркнуть некоторые адаптивные особенности строения этих видов, выработавшиеся в процессе эволюции в результате формирования их в различных условиях.

Хотя ареалы уларов и кеклика часто соприкасаются друг с другом, а нередко и налегают друг на друга, типичные места обитания этих видов очень резко между собой отличаются. Распространение улара приурочено главным образом к альпийскому поясу. В горах Заилийского Алатау улары живут от верхней границы елового леса до снежников. Пятна арчевников на открытых, часто очень крутых склонах, обширные площади альпийских лугов, чередующиеся с выходами скал или участками корума[1], окраины морен с бедной высокогорной растительностью — таковы типичные места обитания уларов. Массивы скал по гребням гор служат местом отдыха, ночлега и защищают их в непогоду.

Летом в жаркие дневные часы улары либо отдыхают в тени скал, либо спускаются к верхней границе ельника, где среди камней под тенью деревьев проводят эти часы. В период гнездования улары часто спускаются ниже тех мест, где они проводят бо́льшую часть года. По нашим наблюдениям, в Заилийском Алатау они гнездятся в верхней части елового пояса на высотах от 1600 м над уровнем моря.

В Заилийском Алатау верхняя граница елового пояса проходит на высоте 2500—2800 м над ур. м.; выше этой границы большую часть года и живут улары. Однако в горах Джунгарского Алатау горные участки

[1] Корум — россыпи из крупных окатанных валунов.

со степной растительностью и пятнами арчи встречаются на высотах всего 1300 м над ур. м., и здесь на таких небольших высотах, но среди характерного для них ландшафта, живут и улары. Другими словами, совершенно ясно, что распространение уларов связано не с абсолютными высотами, а с наличием типичного ландшафта, который в основном приурочен к высокогорью.

Климатические условия альпийского пояса суровы. В течение всего года температура воздуха довольно низка. Зима продолжительная, часто с мощным снежным покровом. Летом осадки обильны, часто наблюдаются туманы, ночи обычно очень холодные.

До известной степени климат высокогорья можно сравнивать с климатом высоких широт — продолжительная зима, низкие годовые температуры. Однако круглогодичное дневное солнечное освещение создает для зимующей фауны в горах более благоприятные условия существования, чем в тундре. На южных склонах даже в суровые снежные зимы оттаивают значительные площади, которые служат для животных кормовыми угодьями. Поэтому такие птицы, как улары, могут, не предпринимая значительных кочевок, в течение всей зимы оставаться в высокогорье. Зато в период размножения птиц климатические условия высокогорья гораздо более суровы, чем в тундре. На севере благодаря длительному солнечному дню быстро стаивает снег, развивается растительность и устанавливается ровная круглосуточная температура. Продолжительные ночи у нас на юге и низкие температуры, свойственные вообще высокогорью, задерживают таяние снегов, поэтому в весенние и ранние летние месяцы температура часто бывает очень низкой, выпадают снега, постоянны ночные морозы.

Места и условия обитания кекликов очень резко отличаются от таковых улара. Наиболее охотно заселяют кеклики пустынные или степные склоны невысоких каменистых горок, хорошо прогреваемых солнцем. Узкие, глубокие ущелья со скалистыми склонами, по дну которых бегут горные ключи, создают для кекликов наиболее благоприятную обстановку. Менее охотно заселяются кекликами лессовые обрывы, склоны оврагов или невысоких гор, покрытые высоким разнотравьем и кустарником. Многочисленны кеклики начиная от пересеченной равнины и мелких горок до высоты 1500—1800 м над ур. м.

Однако в небольшом числе гнездятся они и по южным склонам вплоть до верхней границы ельника. Взрослые птицы встречаются летом и в поясе альпийского луга на высоте до 3000 м над ур. м. По литературным данным, в Гималаях кеклики поднимаются до 5000 м над ур. м. Встречаясь летом в высокогорье рядом с уларом, кеклик и здесь занимает иные места. Совершенно не встречаются кеклики на альпийских склонах без выходов скал, где улары держатся постоянно; наблюдать кекликов в высокогорье нам приходилось только среди скал, где улары отдыхают или ночуют. Благодаря тому, что кеклики населяют преимущественно нижний пояс гор, места их обитания по сравнению с уларом характеризуются более мягким климатом.

Образы жизни темнобрюхого улара и кеклика имеют много сходства, хотя в деталях и отличаются. Обе птицы, как и подавляющее большинство куриных, ведут оседлый образ жизни, но совершают в определенное время года местные кочевки. По нашим наблюдениям, улары в течение большей части года живут в Заилийском Алатау выше границы хвойного леса и только во второй половине марта спускаются на южные склоны пояса елового леса, на время размножения. Миграция обуславливается выбором благоприятных климатических условий для мест гнездовья. Птицы имеют возможность приступить к размножению значительно раньше и тем самым удлинить период воспитания молодняка в более благоприятных условиях.

В некоторых участках Джунгарского Алатау улары, повидимому,

живут совершенно оседло. По данным Шестоперова (1929), в Кульджинских горах улары зимуют и гнездятся всегда на высоте 900 м над уровнем моря.

Местами кеклики живут совершенно оседло. Такое явление наблюдается в предгорьях Чу-Илийских гор, в течение всей зимы почти совсем бесснежных.

В предгорьях Джунгарского Алатау (горы Чулак) подножье гор изрезано глубокими ущельями с крутыми склонами. Вершины гор сглажены и носят характер холмистого плато. Снеговой покров в этих местах естественно распределяется неравномерно. Южные склоны у подошвы гор очень быстро освобождаются от снега, в то время как на сглаженных вершинах мощный снежный покров лежит в течение всей зимы. Здесь кеклики, гнездящиеся на вершинах гор, на зиму опускаются к подножью, где часть птиц живет круглый год оседло. Наконец, вертикальные миграции в высоких горных хребтах носят своеобразный характер. Наиболее высокие температуры зимой здесь наблюдаются между 1400—1800 м над ур. м. С наступлением зимы кеклики, гнездившиеся выше этого пояса и ниже его, прикочевывают на южные склоны этих высот. Другими словами, птицы, гнездившиеся внизу, с наступлением зимы мигрируют вверх, гнездившиеся выше — спускаются вниз. В зимней миграции кекликов видно стремление птиц занять наиболее теплые участки гор, лишенные снегового покрова. Улары в течение всей зимы остаются в суровых условиях высокогорья, но переселяются и там на южные бесснежные склоны.

Как улары, так и кеклики бóльшую часть года живут стаями и только на время гнездового периода разбиваются на пары. В предгорьях брачный период у кекликов наступает значительно раньше, чем в лесном поясе; уже в середине марта здесь образуются пары. Чем выше в горы, тем брачный период наступает позднее. Улары образуют пары на местах своего гнездовья на высоте 1600—2000 м над ур. м. (Заилийский Алатау) в конце марта — начале апреля и в апреле уже приступают к насиживанию. Кеклики обычно на этих же высотах начинают гнездиться на месяц-полтора позднее. Поведение уларов и кекликов в брачный период имеет очень много сходства. Птицы держатся парами и в это время относительно доверчивы. Самки бóльшую часть дня кормятся, а самцы, находясь рядом с ними, охраняют их.

Гнезда как кеклики, так и улары устраивают на земле, в ямке, выложенной сухими растениями; располагаются они обычно под навесом кустиков или скал. Полная кладка у уларов содержит 5—9 яиц, у кекликов, по нашим наблюдениям и данным И. Долгушина (1948), — от 7 до 21 яйца. При выводках у уларов мы наблюдали только самку. Самцы же после того, как самка сядет на яйца, сбиваются в стайки и откочевывают с мест гнездовья на альпийские луга, где и проводят остальную часть года. Самки после вылупления птенцов первое время проводят на местах гнездовья, а затем постепенно вместе с выводками поднимаются вверх, где к осени образуют общие стаи с птицами, не участвовавшими в воспитании молодняка.

Часть самцов-кекликов, подобно уларам, покидает насиживающих самок и образует стайки. Другие самцы, судя по хорошо развитому наседному пятну, принимают участие в насиживании. При выводках чаще находится один из родителей, реже оба, причем одиночные самцы при выводках всегда имеют хорошо развитое наседное пятно. Уже в десятидневном возрасте выводки сбиваются по два, по три вместе, образуя довольно большие стайки с несколькими взрослыми птицами.

По характеру питания улары и кеклики отличаются очень резко.

В течение всего года улары питаются преимущественно наземными частями растений, отдавая предпочтение листьям и стеблям. Ранней весной пища уларов состоит из листьев эфемеров, в последующий период к ним присоединяются листья и стебли растений, вегетирующих позднее. Летом в пище улара преобладают цветы и семена. Осенью помет птиц состоит преимущественно из непереваренных кусочков злаков. Зимой питаются хвоей можжевельника и, вероятно, склевывают траву на солнцепеках. Луковицы эфемеров в пище уларов встречаются редко. Насекомых они поедают только в конце лета, когда на альпийских лугах в массе появляются прямокрылые. Молодые улары с первых дней жизни питаются зелеными частями растений.

Кеклики в основном тоже растительноядны, однако животная пища встречается у них в значительно большем количестве, а состав растительных кормов иной. Большое значение в пище кекликов имеют подземные части растений, особенно клубни эфемеров, которые птицы употребляют в пищу бо́льшую часть года. Зимой питаются семенами, листьями, побегами. Весной основной корм представляют листья и цветы эфемеров. Летом в рационе кекликов существенную роль играют насекомые, хотя все же они уступают растениям. Пища молодых птиц в первые три месяца жизни состоит преимущественно из насекомых, и только в сентябре молодые птицы по характеру питания не отличимы от взрослых.

Как видно, составы кормов кекликов и уларов отличаются очень резко. Особенно это различие бросается в глаза при сравнении характера питания молодых птиц.

Питание птенцов улара с первых дней жизни растительными кормами нужно рассматривать как исторически сложившуюся адаптивную особенность этих птиц к условиям высокогорья. Следует учесть, что в момент появления на свет молодняка насекомые в местах гнездовья улара почти отсутствуют.

Сравнивая типичные места обитания кеклика и улара, мы совершенно отчетливо видим, что наиболее резко они отличаются климатическими условиями и характером рельефа. Кеклик населяет горный пояс со сравнительно мягким климатом. Улар живет в суровых условиях высокогорья, где наблюдаются круглогодичные низкие температуры. Распространение кеклика приурочено главным образом к низкогорью, изрезанному глубокими ущельями с выходами скал и щебнистыми осыпями. Улар живет на обширных горных склонах хребтов, покрытых альпийскими лугами и участками корума. В горных ущельях кеклик находит на ограниченной территории необходимые условия существования — кормовые участки, водопои, места отдыха и ночлега. Наоборот, в массивных горных хребтах, населенных уларом, постоянные места кормежки, водопоя, места отдыха и ночлега находятся на значительном расстоянии друг от друга, поэтому улары часто вынуждены совершать значительные суточные миграции.

Столь различные условия существования отразились и на повадках рассматриваемых птиц и на их морфологических особенностях. Интересно проследить влияние климатических условий, в частности температуры, на рассматриваемые виды

Семейство Phasianidae, имеющее наибольшее количество представителей в южных частях Азии, характеризуется теплолюбивостью. Однако некоторые роды, в частности Tetraogallus, обитающий в высокогорье и способный переносить достаточно низкие температуры, в этом отношении напоминают скорее представителей Tetraonidae, адаптированных к жизни в более холодном климате Евразии и Северной Америки.

Перьевой покров Tetraonidae в течение года претерпевает ряд частичных линек, в результате которых зимний наряд, по сравнению с нарядами других сезонов, имеет более длинное перо, с бо́льшим развитием его пуховой части и с более развитым пуховым дополнительным стержнем. Другими словами, птица к зиме приобретает более теплый перьевой покров. Лапы многих птиц зимой или опе-

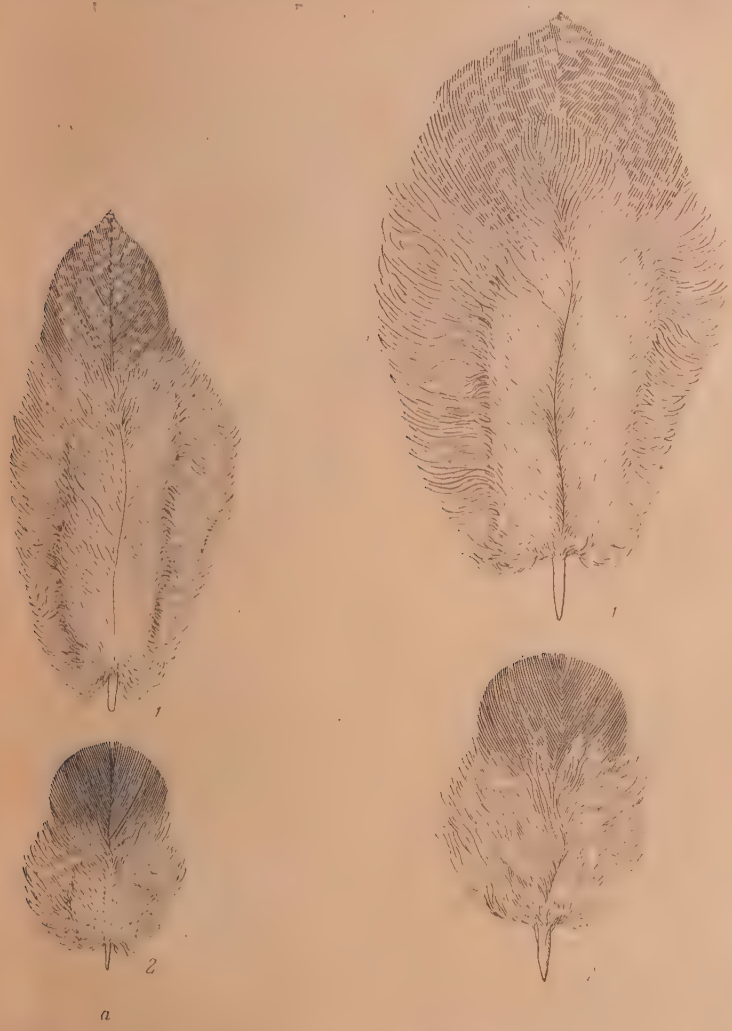


Рис. 1. Перья улара (*1*) и кеклика (*2*) из различных частей тела
*а* — перья груди, *б* — перья верхней части спины

рены, или имеют роговые бахромки; эти образования облегчают птицам передвижение по снегу и по обмерзшим ветвям во время кормежки.

Глубокий снежный покров не только не является препятствием в жизни куриных семейства Tetraonidae, но, наоборот, защищает птиц от морозов. Птицы ночуют в снежных лунках, а в сильные морозы проводят в снегу и бо́льшую часть дня. Известно, что в малоснежные морозные зимы тетеревиные, не имея возможности закапываться в снег, гибнут от мороза (Формозов, 1946). Питаются тетеревиные

зимой хвоей, почками, сережками и, следовательно, в течение всей зимы обеспечены достаточным количеством корма.

Таким образом, в биологии и анатомическом строении тетеревиных видны адаптивные черты к перенесению суровых условий севера с низкими температурами и мощным снеговым покровом.

В противоположность тетеревиным, у семейства фазановых имеется только одна линька в году, зимний перьевой покров не отличается

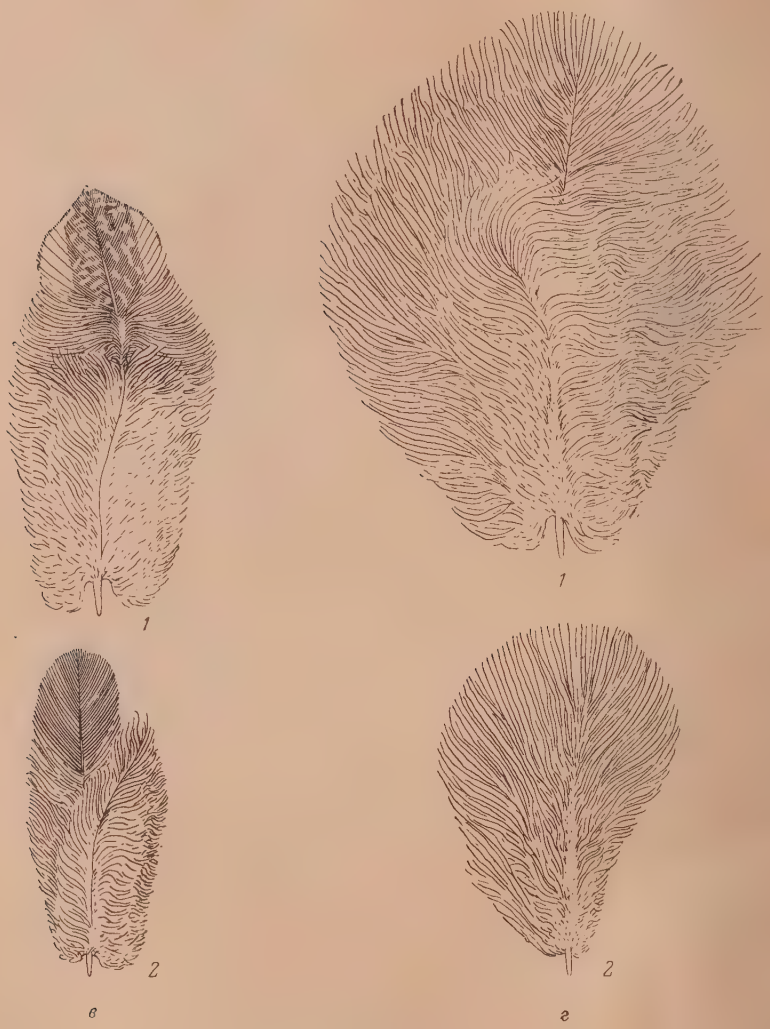


Рис. 1 (продолжение)

*в* — перья нижней части спины, *г* — пух боковой аптерии

от нарядов других сезонов. Неоперенные ноги птиц не приспособлены к передвижению по глубокому снегу. Питаясь преимущественно на земле, фазановые при выпадении глубокого снега страдают не только от низких температур, но и от бескормицы. Для многих видов глубина снежного покрова ограничивает их распространение на север. В суровые зимы, с глубоким снежным покровом, часто наблюдается массовая гибель кекликов, серых куропаток, турачей, фазанов.

Все это доказывает, что фазановые плохо переносят глубокие снега.

Ряд морфологических адаптивных особенностей дал возможность улару, представителю теплолюбивого семейства фазановых, жить в суровых условиях высокогорья. Подобно другим фазановым, улар линяет один раз в году. Линька начинается ранней весной, во время брачного периода. Сначала частично линяют шея и голова, появляются новые перья и у части старого оперения обламываются дополнительные стержни. У гнездящихся самок на этом линька приостанавливается до момента появления на свет молодняка. У самцов интенсивная линька начинается после окончания брачного периода, одновременно с образованием стай. Полностью заканчивается линька у птиц к наступлению зимы. Зимний наряд уларов не отличается от летнего, однако летом, во время интенсивной линьки, перьевой покров раз-

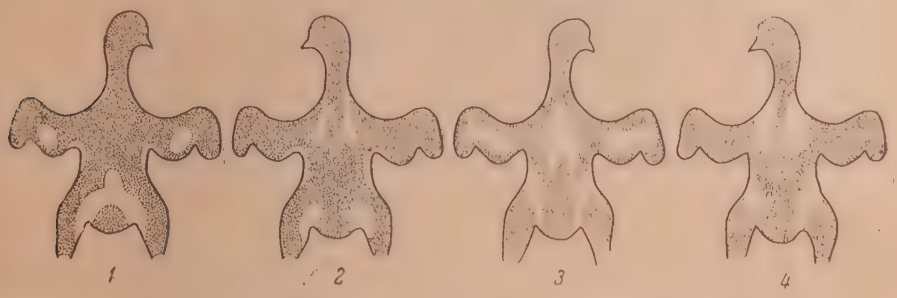


Рис. 2. Схема птерилозиса улара (*1* и *2*) и кеклика (*3* и *4*)

режается и тем самым становится менее теплым. Кроме того, улары летом наиболее жаркую часть дня проводят в тени скал или деревьев, спасаясь от перегрева. Строение перьевого покрова улара своеобразно. Бо́льшая часть перьев, кроющих тело, удлинена и в основном состоит из пуха. Только вершины перьев имеют типичное строение контурного пера. Очень сильно развит дополнительный пуховой стержень пера.

На рис. 1 изображены перья улара и кеклика, взятые из одной и той же части тела. Довольно хорошо видно, что перья кеклика относительно короче, пуховая часть у них, а также дополнительный пуховой стержень развиты значительно слабее.

Но не только строение перьев, но и распределение их по телу птицы имеет значение для терморегуляции организма. На рис. 2 достаточно отчетливо видно, что аптерии у улара занимают, по сравнению с кекликом, очень незначительную часть поверхности тела. Заметим, что у тетерева и белой куропатки аптерии развиты меньше, чем у кеклика, но значительно больше, чем у улара. Аптерии улара покрыты исключительно густым и длинным пухом; наоборот, у кекликов бо́льшая часть аптерий или покрыта мелким пухом, или совершенно обнажена; только на боковых аптериях развивается наиболее длинный густой пух, изображенный для сравнения с пухом улара на рис. 1.

Из описания перьевого покрова улара видно, что тело его покрыто исключительно толстой пуховой «шубой». Для того чтобы представить себе наглядно массивность перьевого покрова улара по сравнению с другими куриными, нами был произведен расчет веса пера на единицу поверхности тела птицы (для сравнения брались птицы в зимнем пере). Измерив площадь осторожно снятых шкурок и собрав и взвесив перо, мы получили данные, сведенные в табл. 1.

Из приведенных в табл. 1 цифр видно, что количество пера, приходящееся на равноценную поверхность тела, у улара почти в два раза больше, чем у кеклика и тетерева.

Таблица 1

**Вес контурного пера на единицу поверхности тела**

| Вид | Дата (1952 г.) | Вес пера в г | Поверхность тела в см² | Вес пера на 100 см² в г |
|---|---|---|---|---|
| Тетерев | 13.V | 53,7 | 755 | 7,1 |
| „ | 13.V | 48,3 | 720 | 6,7 |
| Кеклик | 13.II | 24,5 | 370 | 6,9 |
| Улар | 30.III | 165,5 | 1368 | 12,0 |

У тетерева, как и у других тетеревиных, сравнительно небольшое количество пера компенсируется тем, что в зимнем наряде хорошо развивается пуховая прослойка. Кроме того, как уже указывалось выше, тетерева в морозы закапываются в снег и тем самым спасаются от морозов.

Из вышесказанного ясно, что у тетерева, как и у других тетеревиных приспособление к перенесению суровых условий севера в процессе эволюции шло по двум направлениям: во-первых, в направлении совершенствования зимнего перьевого наряда и, во-вторых, в выработке способности использовать снежный покров для защиты от мороза.

Формирование уларов также шло в суровых климатических условиях, однако условия эти были резко отличными от условий, в каких формировалось семейство тетеревиных. Поэтому совершенно понятно, что эволюция уларов и тетеревиных птиц шла по совершенно иным путям.

Улары, как и все фазановые, имеют неоперенные ноги, поэтому передвижение по снегу для них сильно затруднено. Известно, что зимой они держатся на склонах, лишенных снега, а передвигаются только по голым склонам и, может быть, по насту, постоянно образующемуся в горах. Совершенно ясно, что, избегая скопления глубокого рыхлого снега, улар не может, как представители тетеревиных, использовать снежный покров для защиты от морозов. Адаптация к перенесению низких температур у уларов пошла только в одном направлении — в направлении совершенствования перьевого покрова. Удлиненная форма перьев обеспечила птице образование мощного многослойного покрова, последний получил богатую пуховую прослойку, а аптерии сократились до минимума. Исключительно теплый перьевой покров позволяет уларам жить при очень низких температурах.

Для сохранения температуры тела при сильных морозах, кроме прекрасного перьевого покрова, имеют значение и крупные размеры тела уларов. Известно, что по мере увеличения размеров тела отношение поверхности тела к объему сокращается, а тем самым сокращается и теплоотдача организма. По сравнению с кекликами птенцы улара переносят низкие температуры легче; этому способствует более густой и длинный пух у птенцов уларов, а также более крупные размеры их.

Не только климатические условия отличают типичные места обитания кеклика и улара. При сопоставлении ландшафта низкогорья и высокогорья бросается в глаза резко различный характер рельефа. Обширные склоны, скопления крупных валунов (несомненно ледни-

кового происхождения), широкие горные ущелья, характерные для высокогорья сменяют узкие ущелья низкогорья с невысокими скалистыми склонами, местами покрытыми щебнем. Ландшафт высокогорья обеспечивает животным широкий кругозор, в то время как узкие ущелья низкогорья имеют кругозор очень ограниченный. Охотникам горных районов хорошо известна осторожность уларов. Птицы имеют возможность на большом расстоянии увидеть приближающегося врага и могут легко спастись от преследования, улетая на значительные расстояния или уходя вверх по склону пешком.

Обитающему в узких скалистых ущельях или в горках с зарослями кустарника кеклику часто приходится сталкиваться с врагами неожиданно; для спасения своей жизни ему необходимо очень быстро взлететь или убежать от преследующего его врага. В отличие от улара, для кеклика характерна исключительная быстрота движений. Взлетает кеклик внезапно, летит быстро, бег его также очень проворен. Однако перебегает или перелетает кеклик обычно на не очень большое расстояние. Достаточно ему перелететь всего 50—100 м, до ближайшей скалы или кустов, как он уже исчезает из вида преследующего врага.

Можно сказать, что ландшафт высокогорья, с его обширным кругозором, наложил отпечаток на характер передвижения уларов, выработав у них спокойный перелет или переход на очень значительные расстояния. Наоборот, места обитания кеклика с ограниченным кругозором способствовали развитию у них быстрых движений при передвижении на незначительные расстояния.

По сравнению с кекликом и серой куропаткой движения улара при ходьбе поражают своей медлительностью, однако благодаря крупным шагам скорость передвижения улара даже при спокойной ходьбе довольно значительна. Догнать улара, спокойно уходящего вверх по склону, почти никогда не удается. Бегают улары неохотно, и только раненные в крыло вынуждены бывают убегать от преследователя; в таких случаях они бегают исключительно быстро. Обычно улары, так же как и кеклики, поднимаются по склону пешком, а спускаются вниз перелетая. Однако, в отличие от кеклика, никогда не бегающего вниз по склону, улары могут спускаться по склону пешком, а раненые даже бегом. Улары свободно ходят по склонам альпийских лугов, по моренам, россыпям и по скалам со сглаженным рельефом. В отвесных скалах, где имеются лишь небольшие уступы, по которым может подниматься птица, передвижения уларов ограничены. В скалы такого типа улары прилетают на отдых или ночлег и отсюда же улетают.

В противоположность уларам, кеклики очень живые и подвижные птицы — за исключением времени отдыха они все время находятся в движении. При спокойной походке или при небольших перебежках кеклики поднимают переднюю часть туловища; наоборот, при быстром беге, особенно спасаясь от опасности, кеклик наклоняется вперед и пригибается к земле. Осыпи с мелким щебнем, часто почти совсем отвесные скалы — родная стихия этих птиц. Цепляясь за едва заметные выступы в скалах, кеклики взбираются по самым крутым местам. Если отвесная скала на значительном протяжении не имеет никакого выступа, за который птица могла бы уцепиться лапой, кеклик подпрыгивает вверх; помогая взмахами крыльев, он цепляется за следующий уступ и лезет дальше. Вспугнутые внизу ущелья кеклики всегда бегут вверх по склону; часто бегают птицы и по горизонтальной поверхности, но никогда не спускаются с горы пешком. Раненные в крыло птицы, если не имеют возможности бежать вверх, — скатываются вниз по склону.

Различия в походке кеклика и улара, в их способности лазать по

склонам зависят от различия в анатомическом строении задних конечностей. Вертлужная впадина у кеклика, по сравнению с уларом, несколько сдвинута к задней части таза. Расстояние между передним краем spina neuralis и передним краем вертлужной впадины у кекли-

Таблица 2

**Отношение частей конечности к длине тела**

| Вид | Отношение к длине туловища в %* | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| | Бедро | Голень | Плюсна | Длина среднего пальца без когтя | Общая длина конечности без пальцев |
| Улар . . . . . | 60 | 79 | 40 | 27 | 178 |
| Кеклик . . . . . | 63 | 84 | 47 | 37 | 193 |

* За длину туловища принимается расстояние от передней границы 13-го шейного позвонка до спинного края мозгового канала, открывающегося на задней поверхности таза.

ка составляет 62% длины таза, в то время как у улара — 59%. С отнесением конечностей к задней части тела связана иная посадка птицы во время ходьбы. При спокойной походке кеклик приподнимает переднюю часть тела, чем резко отличается от улара, у которого во время ходьбы эта часть тела опущена. Бо́льшая подвижность и маневренность в движениях кеклика тесно связана как с меньшими размерами птиц, так и с иным строением задней конечности.

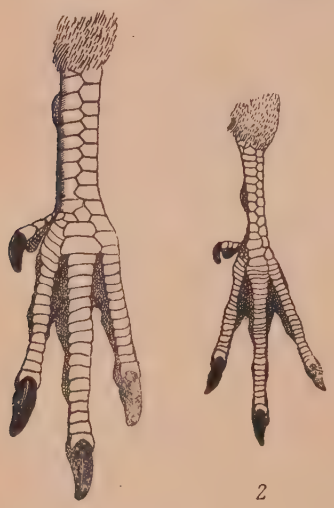


Рис. 3. Лапы улара (*1*) и кеклика (*2*)

Относительная длина задних конечностей у кеклика значительно больше, чем у улара. В табл. 2 приводятся отношения отдельных частей конечности улара и кеклика к длине тела.

Но не только относительная длина конечностей имеет значение для передвижения птиц в скалах. Особенно большое значение при лазании по скалам имеет строение пальцев и когтей. Ноги улара и кеклика по своему строению имеют существенные различия.

Лапа кеклика (рис. 3) имеет очень длинные и тонкие пальцы, заканчивающиеся тонкими изогнутыми когтями. У улара пальцы относительно короткие, толстые, когти массивные и тупые. Цепкость лапы зависит, кроме того, от расположения пальцев. Пальцы у кекликов расставлены широко — угол, образованный внутренним и средним пальцем, у кеклика составляет 42°, а угол между средним и наружным пальцем — 52°. У улара оба эти угла одинаковы и равны всего 35°. Длинные, широко расставленные пальцы, острые изогнутые когти обеспечивают лапе кекликов цепкость при лазании по скалам. Наоборот, толстые, относительно короткие, узко расставленные паль-

цы на лапе улара с тупыми массивными когтями обеспечивают птице свободное передвижение по крупным камням, по обширным альпийским лугам, по довольно крутым скалистым склонам, но непригодны к лазанию по отвесным скалам, где птица может лазать, опираясь на крошечные выступы.

Существенное значение для ходьбы птиц имеет строение мускулатуры задней конечности. Мускулатура бедра и голени у улара развита значительно сильнее, чем у кеклика. Вес мышц бедра и голени обеих ног в совокупности составляет 16,6% веса тела, в то время как у кеклика только 12,5—13,6%. Сильное развитие мускулатуры ног дает улару возможность совершать длительные подъемы и значительные переходы. По сравнению с кекликом улар обладает относительно слабо развитой грудной мускулатурой. Сильное развитие мускулатуры задних конечностей, при относительно незначительном развитии грудной мускулатуры, позволяет улару свободно передвигаться по склонам не только вверх, но и вниз.

Можно предполагать, что центр тяжести у улара, в связи с различным соотношением веса мускулатуры переднего и заднего пояса конечностей, отнесен по сравнению с кекликом дальше к задней части тела.

Полеты улара и кеклика, так же как и походка, отличаются друг от друга достаточно резко.

Выше указывалось, что окружающая местность выработала у кеклика необходимость к внезапным перемещениям. Характер полета кеклика вполне подтверждает это предположение. Взлет кеклика с вершины скалы и перелет по наклонной вниз обычно не сопровождается сильным шумом и особенно большой затратой мускульной энергии, в случае таких взлетов кеклики могут перелетать на значительные расстояния. Зато взлет с горизонтальной поверхности или со склона с незначительной крутизной требует от птицы большого напряжения. В таких случаях кеклик поднимается на крыло внезапно, с сильным шумом, взлетает невысоко над землей и быстро летит по наклонной вниз или вдоль склона. Полет кеклика быстрый — частые взмахи крыльев чередуются с коротким планированием. Обычно перелетают кеклики на небольшие расстояния, затем опускаются на землю и некоторое расстояние еще бегут. Часто кеклики перелетают с одного склона узкого ущелья на другой. Иногда в конце полета кеклики взмывают кверху и таким образом приземляются несколько выше линии полета. Очень редко кеклики летят вверх по склону, причем при таком полете они непрерывно взмахивают крыльями и перелетают на очень незначительные расстояния. Итак, для полета кекликов характерен внезапный взлет и короткий полет, во время которого частые взмахи крыльями чередуются с коротким планированием. Такой характер полета обеспечивает кеклику как безопасность, так и перемещения на места кормежки, водоемов, ночлега, которые обычно располагаются недалеко друг от друга. При внезапном шумном взлете и активном быстром полете кеклик вынужден затрачивать много мускульной энергии, поэтому перелеты на дальние расстояния для кеклика весьма затруднительны.

На быстрой утомляемости кекликов во время полета основывается варварская охота за ними по свежему снегу. Охотники верхом два три раза подряд заставляют кекликов взлетать (убегать птицы по снегу не могут), а затем, когда птицы уже настолько выбиваются из сил, что не могут взлететь, бьют их палками.

Совершенно иные требования к полету улара предъявляют условия высокогорного ландшафта. Здесь птица издалека видит приближающуюся опасность и может взлететь без особой поспешности; зато для того, чтобы спастись от врага, улару необходимо переле-

теть на значительные расстояния. Только способность к дальним перелетам обеспечивает уларам суточные миграции, наблюдающиеся у них нередко летом.

Ночуют птицы в скалах чаще у вершин гор, кормятся по склонам с альпийской растительностью, а в жаркие часы дня нередко слетают к верхней границе ельника. С рассветом птицы начинают свои полеты, часто перелетая с одной стороны широкого ущелья на другую. С крутых скал или со склона улар взлетает легко, как бы бросаясь вниз, причем такой взлет не требует большой затраты мускульной энергии. Взлет с горизонтальной поверхности для улара затруднен. Пытаясь взлететь с совершенно горизонтальной поверхности, улар часто взмахивает крыльями и разбегается и только после этого способен подняться на крыло. Взлетевшая с таким трудом птица вначале летит с сильными взмахами крыльев, а затем переходит на быстрый планирующий полет. При свободном взлете улар почти сразу переходит на планирование. Как правило, улар летит по наклонной прямой и, только приземляясь, иногда несколько взмывает вверх. Свободно перелетает улар 1,5—2 км. Планирующий полет улара отличается от полета большинства наших куриных, у которых способность к планированию выражена слабо, — обычно активный полет чередуется у них с коротким планированием. Способность к планированию у уларов развита настолько сильно, что они совершенно свободно могут парить в токах восходящего воздуха. Мне пришлось наблюдать, как улар, подлетевший к подножью отвесной скалы высотой не менее 70 м, на совершенно неподвижных крыльях вертикально поднялся по ее краю до самой вершины.

Как видно из сравнения, характеры полета улара и кеклика между собой различаются очень сильно и отвечают тем требованиям окружающих условий, в которых эти птицы живут. Рассмотрим анатомические различия в строении грудного пояса и передних конечностей, которые обусловливают у этих птиц различный тип полета.

Строение грудной кости и степень развития грудной мускулатуры тесно связаны с особенностями полета у птиц. Известно, что у птиц, пользующихся активным полетом, грудная кость и ее гребень развиваются сильнее, чем у птиц, использующих в основном планирование.

Строение грудной кости улара и кеклика (рис. 4) полностью согласуется с этим положением. Грудная кость у улара относительно короче и шире, чем у кеклика, и несет более низкий гребень; другими словами, улар имеет более уплощенную грудину, чем кеклик (табл. 3).

Таблица 3

**Строение грудной кости улара и кеклика**

| Вид | Отношение к длине туловища в % | Отношение к длине грудины в % | | |
|---|---|---|---|---|
| | Грудина | Ширина грудины | Длина у грудного киля | Высота у грудного киля |
| Улар . . . | 67,5 | 36 | 70 | 16,2 |
| Кеклик . . | 85 | 24,5 | 70,5 | 23,5 |

Строение вилочки, так же как и грудной кости, имеет большое значение для строения плечевого пояса птиц. У улара вилочка по сравнению с кекликом относительно длинная, ее вершина почти со-

прикасается с вершиной киля грудины. У кеклика вилочка относительно короткая, вершина ее далеко не достигает вершины киля и соединяется с последним при помощи длинной связки.

Иное строение скелета грудного пояса влияет и на расположение грудных мышц. Благодаря длинной связке, соединяющей у кеклика

Рис. 4. Грудная кость улара (*а*) и кеклика (*б*)

*1* — ключица (вилочка), *2* — каракоид, *3* — гребень грудины

вершину киля грудины и вершину вилочки, увеличивается линия прикрепления грудных мышц, т. е. создается как бы удлинение самого киля. Вследствие этого увеличивается поверхность прикрепления грудных мышц. В полном соответствии со строением скелета переднего пояса стоит и развитие грудной мускулатуры. Известно, что грудная мускулатура у большинства куриных развита очень сильно. У многих представителей этого отряда в образовании m. pectoralis

и m. supracoracoideus участвуют волокна белой мускулатуры, для которых характерно очень быстрое сокращение, но вместе с тем и быстрая утомляемость. Сильное развитие белых волокон грудных мышц, приводящих в движение крыло птицы, обеспечивает для многих куриных характерный внезапный взлет и быстрый перелет на короткие расстояния. Для кеклика, обладающего таким полетом, характерно очень сильное развитие грудной мускулатуры. Вес m. pectoralis + вес m. supracoracoideus (с обеих сторон тела) достигает 23—27% веса тела птицы.

Рис. 5. Строение четвертого первостепенного махового пера улара (1) и кеклика (2). Хорошо видно сужение опахал у пера кеклика

Иной тип полета улара связан с иным строением его грудной мускулатуры. Вес m. pectoralis + m. supracoracoideus по отношению к весу тела составляет всего 14,9%, т. е. уступает даже весу мышц задних конечностей. Слабо развитая грудная мускулатура не может обеспечить птице активный быстрый взлет, и мы видим, что улар, взлетая, как бы бросается вниз, отталкиваясь ногами. Такой взлет не требует большой затраты мускульной энергии; зато взлет с горизонтальной поверхности для улара, обладающего слабой мускулатурой, затруднен. Птица часто взмахивает крыльями, разбегается и с трудом взлетает. Планирующий полет требует значительно меньшей затраты мускульной энергии, чем активный полет, поэтому улар может даже при слабо развитой грудной мускулатуре перелетать на значительные расстояния. Слабо развитая мускулатура дает улару возможность легкого взлета с вершин или с горных склонов и перелета планирующим полетом на дальние расстояния, но не обеспечивает внезапного взлета с горизонтальной поверхности.

Характер полета птицы находится также в тесной зависимости от строения ее крыла. Рассматривая крыло улара и кеклика, мы видим довольно резкие различия в них (рис. 5). Крыло кеклика относительно тупое и короткое, вершины первостепенных маховых с первого по седьмое резко сужены — пропеллирующие.

По своему строению крыло кеклика напоминает крыло других куриных — фазана, серой куропатки, обладающих быстрым взлетом и полетом на короткие дистанции. Крыло улара относительно короткое и у основания довольно широкое. Первостепенные маховые только на первых четырех перьях имеют очень небольшие сужения на наружных опахалах; таким образом, пропеллирующие перья, играющие роль при быстром взлете, отсутствуют и на распростертых крыльях во время полета образуется почти сплошная вершина.

Итак, мы видим, что различный характер местообитания выработал у кеклика и улара необходимость различного типа передвижений, связанных с резкими анатомическими отличиями.

Ознакомившись с отдельными моментами экологии улара и кеклика, а также с некоторыми адаптивными морфологическими особенно-

стями этих птиц, мы пришли к убеждению, что формирование родов Alectoris и Tetraogallus шло в совершенно различных климатических и ландшафтных условиях. Различный характер условий отразился как на экологии, так и на анатомическом строении этих птиц.

В настоящее время не вызывает никакого сомнения, что формирование Tetraogallus происходило в суровом климате высокогорья Центральной Азии. Формирование рода Tetraogallus, по мнению Е. В. Козловой, связано с древними системами западного Китая, а заселение Тибета наступило позднее, после поднятия Тибетского нагорья. В дальнейшем происходило расселение уларов к северу и западу, и уже, повидимому, в плиоцене обозначилась современная

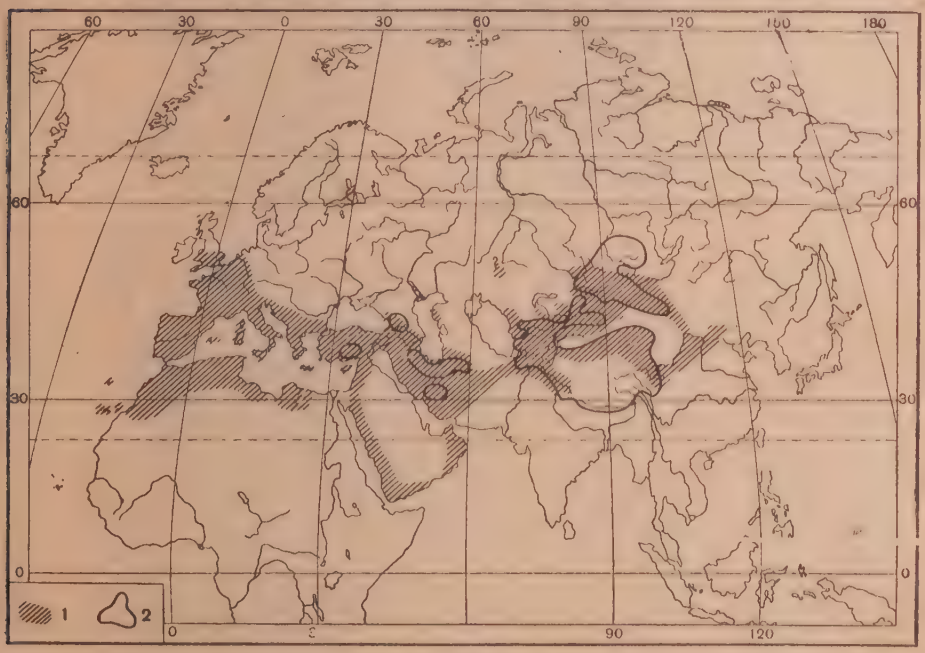


Рис. 6. Карта распространения Alectoris (*1*) и Tetraogallus (*2*)

западная граница рода Tetraogallus на Кавказе. В настоящее время улары распространены на Кавказе, в горах Малой, Средней и Центральной Азии, на северо-восток до Алтая.

Рассматривая происхождение миграций птиц Палеарктики, А. Я. Тугаринов (1950) кратко останавливается на истории фауны Европы. Он указывает, что в лесах Европы в палеогене из куриных были распространены вымершие тропические формы, близкие к современным древесным куропаткам тропических лесов Америки. В плиоцене теплолюбивые формы должны были спуститься южнее, место прежних обитателей тропиков и субтропиков заняли представители теплоумеренной зоны. Однако из прежних теплолюбивых родов сохраняются в составе фауны куриные из родов Gallus, Caccabis (Alectoris), Francolinus. На основании материалов, приведенных А. Я. Тугариновым, можно предполагать, что в Европе род Alectoris был распространен еще в миоцене, т. е. одновременно с образованием уларов в Центральной Азии.

Современный ареал Alectoris охватывает Средиземноморье Южную Европу, Северную Африку, Аравию, Малую Азию и горы Сред-

ней и Центральной Азии (рис. 6). Местами в горах Кавказа, Средней и Центральной Азии ареал Alectoris перекрывается ареалами различных видов уларов. Распространение рода Alectoris приурочено к районам с мягкими климатическими условиями, где он населяет преимущественно низкие каменистые горки.

На основании данных современного распространения рода Alectoris и сведений о распространении его в Южной Европе в плиоцене и даже более ранние периоды местом возникновения этого теплолюбивого рода можно считать Средиземноморье. Позднее Alectoris распространился по горам Средней и Центральной Азии, где соприкоснулся с ареалом Tetraogallus. Однако, находясь в непосредственной близости к уларам, кеклик и здесь занял в основном иные места обитания.

Изложенные выше материалы позволяют считать, что возникновение родов Alectoris и Tetraogallus шло на изолированных друг от друга территориях и в совершенно иных экологических условиях, поэтому родственные связи этих родов представляются достаточно отдаленными.

Внешнее сходство улара и кеклика и некоторые общие биологические черты могут быть объяснены лишь конвергенцией.

## Литература


Долгушин И. А., 1948. О фауне птиц полуострова Мангишлак, Изв. АН КазССР, № 63, сер. зоол., вып. 8.

Козлова Е. В., 1952. Авифауна Тибетского нагорья, ее родственные связи и история, Тр. Зоол. ин-та, т. IX, вып. 4, Изд-во АН СССР.

Снигиревский С. И., 1950. Лишка тетеревиных (сем. Tetraonidae, отр. Galliformes), Памяти акад. П. П. Сушкина, Изд-во АН СССР.

Тугаринов А. Я., 1950. Происхождение миграций птиц Палеарктики, Памяти акад. П. П. Сушкина, Изд-во АН СССР.

Формозов А. Н., 1946. Снежный покров и жизнь млекопитающих и птиц СССР, М.

Шестоперов Е. Л., 1929. Материалы для орнитологической фауны Илийского края, Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы, отд. биол., н. сер., т. XXXVIII, вып. 1—2.

Шнитников В. Н., 1949. Птицы Семиречья, Изд-во АН СССР.

Штегман Б. К., 1950. Исследования о полете птиц, Памяти акад. П. П. Сушкина, Изд-во АН СССР.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIV 1955 ВЫП. 1

# К ЭКОЛОГИИ И МОРФОЛОГИИ АЛТАЙСКОГО СЕВЕРНОГО ОЛЕНЯ

Ф. Д. ШАПОШНИКОВ

Главное управление по заповедникам и охотничьему хозяйству Министерства сельского хозяйства СССР

## Введение

О диком северном олене, распространенном в горнотаежном Алтае, в литературных источниках имеются только отрывочные сведения. В музеях академических учреждений до сего времени нет полноценных экземпляров алтайского северного оленя. Задачей нашей работы является описание его морфологических и экологических особенностей.

Таблица 1

**Размеры (в см) и вес (в кг) тела алтайских северных оленей**

| № п/п | Наименование промеров | Экземпляры коллекции | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | | № 1 | № 2 | № 3 | № 4 | № 5 |
| 1 | Общая длина тела (от конца морды до основания хвоста): | | | | | |
| | по спине | 200 | 203 | 170 | 162 | 74 |
| | по брюху | 202 | 206 | — | 171 | — |
| 2 | Длина хвоста | 16 | 15 | 19 | 19 | 9,5 |
| 3 | „ уха | 13 | 13 | 13,5 | 13 | 7,5 |
| 4 | „ предплечья | 41 | 41 | 36 | 36 | — |
| 5 | „ метакарпуса | 26 | 27 | 24 | 23 | — |
| 6 | „ пальцев с задним копытом | 19 | 20 | 20 | 20 | — |
| 7 | Длина пальцев с передним копытом | 18 | 18 | 19 | 19 | — |
| 8 | Длина голени | 47 | 47 | 43 | 42 | — |
| 9 | „ метатарзуса | 37 | 37 | 34 | 34 | — |
| 10 | „ головы от коронки рогов | 40 | 40 | 36 | 35 | 19 |
| 11 | Длина косой туловища | 118 | 121 | 110 | 103 | — |
| 12 | Высота от холки до конца копыт | 131 | 132 | 119 | 116 | 60 |
| 13 | Высота от холки до конца второго и пятого пальцев | 122 | 126 | 113 | 110 | — |
| 14 | Высота от крестца до конца копыт | 133 | 139 | 120 | 119 | 62 |
| 15 | Высота от крестца до конца второго и пятого пальцев | 123 | 121 | 116 | 115 | — |
| 16 | Обхват морды (минимальный) | 39 | 45 | 34 | 32 | — |
| 17 | „ шеи за ушами | 64 | 78 | 58 | 57 | 22 |
| 18 | „ шеи перед грудью | 88 | 128 | — | 77 | 27 |
| 19 | „ груди за лопатками | 140 | 160 | — | 113 | — |
| 20 | „ в пояснице | 122 | 162 | — | 115 | — |
| 21 | „ метакарпуса | 16 | 15,5 | 14 | 14 | — |
| 22 | Общий вес убитого оленя (взвешен по частям) | 165 | 180 | — | 116 | 6,3 |

Работа по изучению оленей проводилась в 1937—1941 гг. в Алтайском заповеднике, расположенном в Горно-Алтайской автономной области в пределах Турочакского и Улаганского районов от предгорий бассейна р. Лебедя на северо-западе до Чапчальского хребта и верховьев р. Чулышмана на юго-востоке.

В распоряжении автора имелось 5 экз. северных оленей, добытых им в северо-восточном Алтае[1], и материал 5-летних наблюдений по экологии этих животных.

Экземпляр № 1. Самец, старше 4 лет, добыт 19 июля 1938 г. на левобережном склоне р. Чульчи между ее притоками Ньян-Сору и Эне на высоте 2200 м над ур. м. у границы лишайниковой и кустарниковой тундр близ снежного поля. Олень держался одиночно. Волосяной покров в состоянии интенсивной линьки, рога покрыты шерстью, отростки их еще не окостенели.

Экземпляр № 2. Самец, старше 5 лет, добыт 14 августа 1938 г. на водоразделе рр. Оби и Енисея в верховьях рр. Тушкен и Куэнзу на высоте 1800 м над ур. м., у границы кедрового редколесья с кустарниковой тундрой. Олень держался одиночно. Волосяной покров в стадии подрастания зимнего меха, рога вполне сформированные, с 18 отростками на правом и 17 на левом роге, окостеневшие, но еще покрытые шерстью.

Экземпляр № 3. Самка, старше 5 лет, найдена 27 апреля 1939 г. на льду оз. Иту-Коль в верховьях р. Чульчи, погибла от нападения волка; вблизи — следы стада самок северных оленей. Волосяной покров зимний, сильно обношен, рога очищены от шерсти, на каждом по пять отростков.

Экземпляр № 4. Самка, старше 4 лет, добыта 11 мая 1939 г. в истоках р. Чульчи на горе Большая Монога, у границы кустарниковой тундры и кедрового

Таблица 2

**Размеры скелета конечностей алтайских северных оленей (в см)**

| № п/п | Наименование промеров | Экземпляры коллекции | | |
|---|---|---|---|---|
| | | № 1 | № 2 | № 3 |
| | **Передние конечности** | | | |
| 1 | Лопатка, общая длина | 29,0 | 28,2 | 22,7 |
| 2 | „ длина от поверхности сустава | 27,0 | 26,0 | 21,0 |
| 3 | „ обхват минимальный | 11,0 | 10,9 | 8,5 |
| 4 | „ ширина максимальная | 17,1 | 17,5 | 12,6 |
| 5 | Плечо, общая длина | 28,0 | 28,8 | 24,7 |
| 6 | „ длина между суставными поверхностями | 26,2 | 27,0 | 22,7 |
| 7 | Плечо, обхват минимальный | 10,1 | 9,6 | 7,0 |
| 8 | Радиус, общая длина | 30,7 | 30,2 | 28,0 |
| 9 | „ длина между суставными поверхностями | 30,0 | 30,4 | 27,5 |
| 10 | Радиус, обхват минимальный | 9,5 | 9,3 | 6,5 |
| 11 | Метакарпус, общая длина | 22,6 | 23,3 | 22,1 |
| 12 | „ длина между суставными поверхностями | 22,3 | 22,9 | 20,8 |
| 13 | Метакарпус, обхват минимальный | 8,5 | 8,3 | 6,5 |
| | **Задние конечности** | | | |
| 1 | Бедро, общая длина | 33,8 | 34,5 | 29,5 |
| 2 | „ длина между суставными поверхностями | 33,2 | 33,2 | 28,8 |
| 3 | Бедро, обхват минимальный | 9,5 | 8,8 | 6,9 |
| 4 | Голень, общая длина | 37,6 | 38,2 | 34,5 |
| 5 | „ длина между суставными поверхностями | 37,6 | 38,2 | 34,5 |
| 6 | Голень, обхват минимальный | 9,1 | 9,0 | 7,0 |
| | Метатарзус, общая длина | 30,5 | 31,5 | 28,5 |
| 7 | „ длина между суставными поверхностями | 30,0 | 31,3 | 28,5 |
| 8 | | | | |
| 9 | Метатарзус, обхват минимальный | 8,6 | 8,7 | 7,0 |

[1] Коллекционный материал — черепа, шкуры и скелеты конечностей алтайских северных оленей — поступил в Алтайский краевой музей.

редколесья на высоте 1850 м над ур. м., вблизи снежного заструга. Самка, беременная одним теленком-самцом, за 2—3 дня до отела, держалась в стаде других беременных самок. Волосяной покров зимний, сильно обношен, рога в виде острых спиц без отростков.

Экземпляр № 5. Эмбрион-самец, за 2—3 дня до рождения. Окраска волос буланобурая без светлых пятен.

## I. Морфологические особенности алтайских северных оленей

В табл. 1, 2, 3, 4 приводим размеры тела, скелета конечностей, размеры черепа и его основные показатели у алтайских северных оленей.

Таблица 3

**Основные размеры черепов северных оленей**

(Наименование промеров и методика измерений по И. И. Соколову, 1937)

| № п/п* | Наименование промеров (в мм) | Экземпляры коллекции | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| | | № 1 | № 2 | № 3 | № 4 |
| 1 (1) | Наибольшая длина черепа — от задней точки затылочного гребня до передних концов межчелюстных костей | 393,0 | 400,0 | 352,5 | 335,0 |
| 2 (2) | Основная (базилярная) длина черепа от нижнего края затылочного отверстия до передних концов межчелюстных костей | 361,0 | 357,0 | 319,0 | 301,0 |
| 3 (6) | Орбитно-лицевая длина лицевой части черепа — от передних концов межчелюстных костей до переднего края орбиты на нижнем слезно-орбитном шве | 241,0 | 236,5 | 209,0 | 196,0 |
| 4 (12) | От нижнего края затылочного отверстия до переднего края орбиты на нижнем слезно-орбитном шве | 162,0 | 162,0 | 144,0 | 140,0 |
| 5 (15) | Наибольшая ширина черепа — расстояние между наиболее выдающимися краями глазниц (наибольшая ширина лобных костей) | 178,0 | 172,0 | 154,0 | 143,0 |
| 6 (17) | Ширина черепа на уровне задних концов верхних отростков межчелюстных костей (ширина рострума) | 78,5 | 81,0 | 68,5 | 60,0 |
| 7 (22) | Ширина черепа в скуловых дугах на уровне задних концов скуловых костей | 149,0 | 149,0 | 132,0 | 122,0 |
| 8 (23) | Ширина черепа между наружными выступами надушных бугров | 147,0 | 144,0 | 111,0 | 104,0 |
| 9 (24) | Ширина затылочной плоскости в верхних точках швов височных и затылочной костей | 92,0 | 98,0 | 73,0 | 69,0 |
| 10 (42) | Наименьшая ширина носовых костей . . | 30,5 | 31,0 | 29,0 | 27,0 |
| 11 (43) | Наибольшая „ „ „ . . . | 70,0 | 65,0 | 53,0 | 56,0 |
| 12 (46) | Наибольшая длина лобных костей от касательной к задним отросткам лобных костей до касательной, соединяющей их передние концы (по средней линии) | 171,0 | 171,0 | 144,0 | 149,0 |
| 13 (63) | Высота рыла на уровне переднего края шва носовых и добавочных верхнечелюстных костей (высота рострума) | 78,0 | 74,0 | 62,0 | 56,0 |

* В скобках указаны порядковые номера промеров, приведенных в статье И. И. Соколова (1937). Ограниченность размеров нашей статьи не позволяет привести все измерения черепов. Промер „(63)“ в статье И. И. Соколова обозначен № 62, что не соответствует дальнейшему содержанию текста. По личному указанию И. И. Соколова, промер № 62 следует принимать за № 63.

Таблица 4

**Основные показатели размеров черепа алтайских северных оленей**

| № п/п | Показатели | Самцы | | | Самки | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | N* | M | Lim | N | M | Lim |
| 1 | Наибольшая длина черепа . . . . | 2 | 396,5 | 393—400,0 | 2 | 343,7 | 335—352,5 |
| 2 | Наибольшая ширина черепа (15)** / Наибольшая длина черепа (1) | 2 | 44,2 | 43,0—45,2 | 2 | 43,2 | 42,7—43,7 |
| 3 | Ширина в скуловых дугах (22) / Основная длина черепа (2) | 2 | 41,5 | 41,3—41,7 | 2 | 40,95 | 40,5—41,4 |
| 4 | Орбитно-лицевая длина . . . (6) / Орбитно-мозговая длина . . . (12) | 2 | 147,4 | 146—148,8 | 2 | 142,6 | 140—145,2 |
| 5 | Высота рыла . . . . . 63) / Ширина рыла . . . . . (17) | 2 | 95,4 | 91,4—99,4 | 2 | 91,9 | 90,5—93,3 |
| 6 | Наименьшая ширина носовых костей (42) / Наибольшая ширина носовых костей (43) | 2 | 45,6 | 43,5—47,7 | 2 | 51,5 | 48,2—54,8 |
| 7 | Наибольшая ширина черепа (15) / Длина лобных костей (46) | 2 | 102,3 | 100,5—104,1 | 2 | 101,5 | 96—107 |
| 8 | Ширина затылочной плоскости (24) / Наибольшая ширина черепа (15) | 2 | 54,4 | 51,7—57,0 | 2 | 47,9 | 47,5—48,3 |
| 9 | Ширина в надушных буграх (23) / Ширина в скуловых дугах (22) | 2 | 97,7 | 96,6—98,7 | 2 | 84,5 | 84—85 |

* N — число черепов, взятых для промера; M — среднее арифметическое промера; Lim — крайние минимальные и максимальные варианты.

** В скобках показаны порядковые номера промеров черепов, соответствующие данным статьи И. И. Соколова (1937).

Как видно из табл. 4, основные черепные показатели алтайских оленей имеют значительные индивидуальные различия. На рис. 1—4 приводим фотографии черепов самца и самки алтайских оленей [2].

Еще бо́льшая индивидуальная изменчивость у алтайских оленей наблюдается в форме рогов. Особый интерес представляет явление комолости и упрощенного строения рогов у самок (рис. 5 и 6).

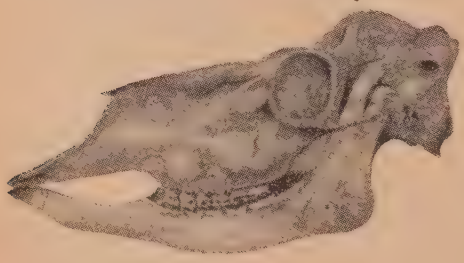

Рис. 1. Череп самца алтайского северного оленя (вид сбоку)

Отдельные случаи комолости у самок северных оленей отмечает ряд исследователей — А. А. Миддендорф (1869), К. А. Сатунин и Н. В. Туркин (1902), Д. К. Соловьев (1921), Б. Э. Петри (1930) и А. Якоби (Jakobi, 1931), но впервые обратил внимание на явление комолости как на примитивный признак в алтае-саянской популяции северных оленей А. А. Машковцев (1940), который указывал, что среди самок саянских оленей встречается до 25% комолых.

[2] Все фотографии выполнены автором.

По нашим наблюдениям на Алтае, из 21 встреченной нами самки оленей семь вовсе не имели рогов, у четырех рога были в виде острых

Рис. 2. Череп алтайского северного оленя (вид сверху)

Рис. 3. Череп самки алтайского северного оленя (вид сбоку)

спиц без отростков и десять самок имели развитые рога с различным количеством отростков, но не более пяти. Процент комолости самок достигает в этом случае 33.

Наряду с явлением комолости самок северных оленей алтае-саянской популяции, А. А. Машковцев (1940) и И. В. Друри (1949) отмечают пятнистость шерсти у молодых телят. Добытый нами эмбрион-самец от дикой самки северного оленя (экземпляры № 4 и 5) за 2—3 дня до рождения имел буланобурую окраску шерсти с заметным темным ремешком по спине, но без светлых пятен по бокам тела (рис. 7).

Окраска шерсти взрослых алтайских оленей не совпадает с описанием ее для сибирского лесного северного оленя (Флеров, 1935). Летний мех у самцов и самок окрашен в общем в светлые пепельно-буроватые тона. У самцов резко выделяются белые шея и бока. От локтевого к коленному суставу по боку тела протягивается ясно очерченная серобурая полоса.

Рис. 4. Череп самки алтайского северного оленя (вид сверху)

Зимний мех у самцов и в особенности у самок более светлый и к концу зимы вследствие снашивания волос становится почти белым (рис. 8 и 9).

Большой интерес для характеристики хозяйственной ценности алтай-

ских северных оленей представляет сравнение их экстерьера с таковым домашних тафаларских и сойотских пород (табл. 5).

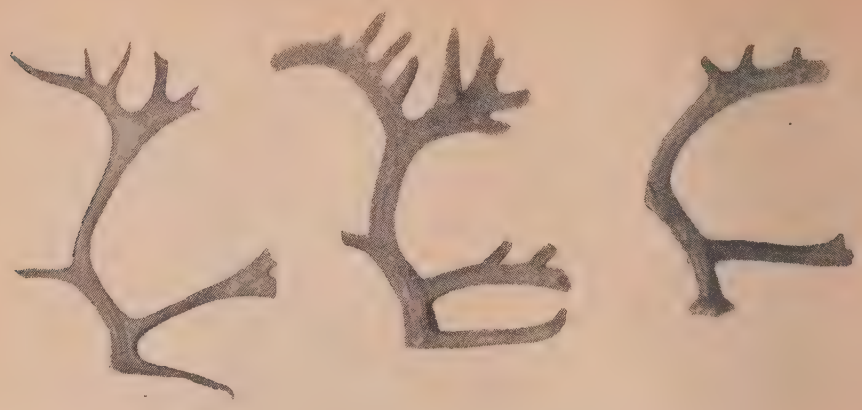

Рис. 5. Рога самцов алтайских северных оленей

Промеры, приведенные в табл. 5, показывают значительное сходство экстерьера диких алтайских и домашних тафаларских оленей, что дополняется общим сходством в окраске шерсти, в форме и массивности рогов.

Таблица 5

**Основные промеры тела диких алтайских северных оленей и домашних тафаларских и сойотских оленей**

(Для домашних оленей по М. П. Виноградову, 1936)

| № п/п | Промеры | Алтайские | | | | Тафаларские | | | | Сойотские | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | самцы | | самки | | самцы | | самки | | самцы | | самки | |
| | | N | M | N | M | N | M | N | M | N | M | N | M |
| 1 | Средняя высота в холке* | 2 | 124,0 | 2 | 115,5 | 15 | 116,4 | 28 | 105,5 | 6 | 112,7 | 6 | 103,0 |
| 2 | Средняя высота в крестце | 2 | 127,0 | 2 | 115,5 | 61 | 114,7 | 104 | 104,7 | 16 | 110,6 | 16 | 100,7 |
| 3 | Средняя длина головы | 2 | 40,0 | 2 | 35,5 | 61 | 40,81 | 105 | 36,5 | 16 | 39,9 | 17 | 35,8 |
| 4 | Средняя косой длины туловища | 2 | 120,0 | 2 | 106,5 | 15 | 118,7 | 19 | 106,3 | 6 | 110,7 | 6 | 103,7 |
| 5 | Средний обхват пясти | 2 | 15,6 | 2 | 14,0 | 19 | 14,52 | — | — | 16 | 14,3 | — | — |
| 6 | Средний обхват груди | 2 | 150,0 | 2 | 113,0 | 15 | 135,5 | 28 | 120,9 | 6 | 130,5 | 6 | 119,0 |
| 7 | Средний живой вес | 2 | 170,5 | 2 | 116,0 | 57 | 134,1 | 1 | 105,0 | 3 | 130,3 | 2 | 82,0 |

* Высота в холке и крестце у убитых алтайских северных оленей измерена от касательной к холке и крестцу до концов копыт на втором и пятом пальцах, что соответствует высоте стоящего живого оленя. Вес оленей определялся путем тщательного взвешивания частей убитого животного, включая кровь в полости тела.

По показателям черепа к алтайским оленям также близки домашние забайкальские северные олени (Соколов, 1937). В этом отношении интересны предположения ряда авторов — И. И. Соколова (1937), С. В. Керцелли (1926), В. Г. Тан-Богораза (1933) и С. Н. Боголюбского (1940) —

Рис. 6. Рога самок алтайских северных оленей

Рис. 7. Эмбрион-самец алтайского северного оленя за 2—3 дня до рождения

о том, что район Саянских гор и Прибайкалья являлся древним очагом одомашнивания северных оленей.

О древней «оленной культуре», существовавшей в юго-западной части Саян, свидетельствует рисунок на скале берега р. Кемчика, описанный А. В. Адриановым (1888).

## II. Экологические особенности алтайских северных оленей в связи с горнотаежными условиями их обитания

Алтай и северо-восточные отроги хребта Тану-Ола являются южным пределом географического распространения представителей рода северных оленей в Евразии. Первую карту распространения северных оленей по местам обитания на Алтае составил В. В. Дмитриев (1938). В дальнейшем некоторые уточнения были внесены автором (Шапошников, 1951) (рис. 10).

Рис. 8. Алтайский северный олень, самец

В настоящее время северные олени сохранились в бассейне р. Лебедя по вершинам ее притоков — Сии, Андабы, Оты, Чуи, Клыка, Байгола, южнее — в верховье Малого и Большого Абакана, по хребту Абакан-Ян-Ажу, в бассейне среднего и верхнего течения рр. Чульчи и Шавлы, по хребту Теты-Коль и на Чулышманском плато. Во всех этих районах северных оленей очень мало. Если исключить бассейн р. Лебедя, численность северных оленей в указанных районах по подсчетам в 1937—1940 гг. определялась нами в 150—200 голов. Принимая во внимание, что площадь учета превышала 1 млн. га, северного оленя на Алтае следует считать редким животным.

Алтайские северные олени через верховья рр. Малого Абакана и Аны сообщаются с саянскими и, вероятно, представляют единую алтае-саянскую популяцию.

Рис. 9. Алтайский северный олень, самка

Некоторые исследователи — В. В. Дмитриев (1937)), П. Б. Юргенсон (1938) — разделяют алтайских оленей на лесных, живущих в бассейне

р. Лебедя, и горных, обитателей альпийского пояса. К этому мнению присоединяется Н. В. Друри (1949), который относит северных оленей Алтая и Саян к типичным обитателям альпийского пояса. По отношению к алтайским оленям оба вывода ошибочны. Комплекс погодных условий, неодинаковых в различное время года, определяющий возможность добывания корма, воздействие кровососущих насекомых и хищников, биологический цикл, а иногда даже суточные изменения погоды и время суток — все это обусловливает перекочевки северных оленей из альпийского пояса на субальпийские луга близ снежных полей или застругов, в редколесье или в лес.

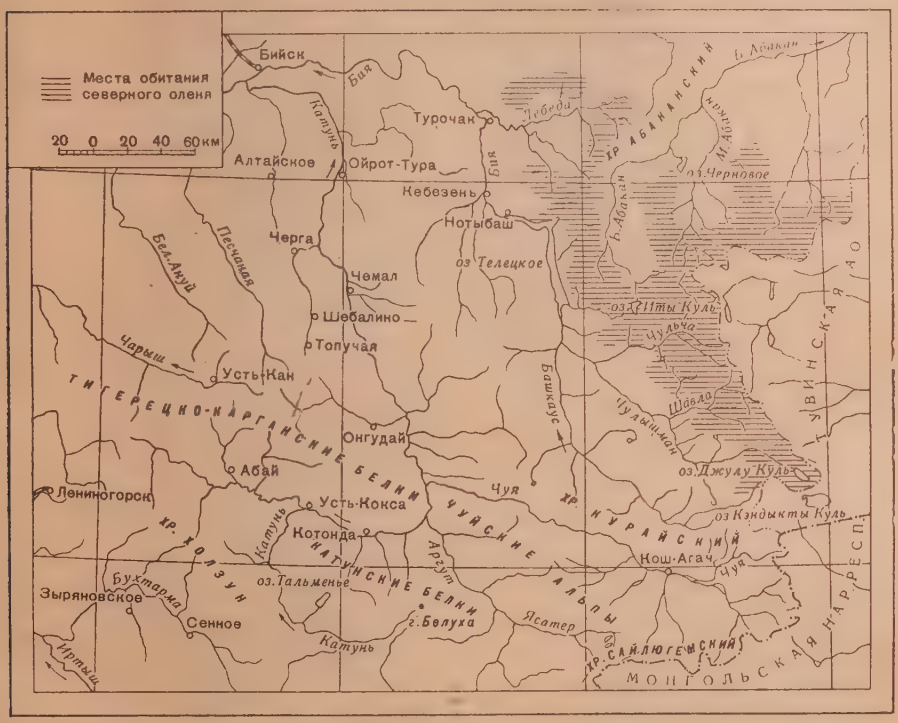


Рис. 10. Карта распространения диких северных оленей на Алтае (по В. В. Дмитриеву, 1938, с уточнениями автора)

Характерно, что в районах постоянного круглогодичного обитания алтайских северных оленей всегда имеется комплекс сезонных кормовых и защитных стаций — тундра, редколесье и лес, расположенных в непосредственной близости друг к другу.

Большую часть жизни северные олени проводят в редколесье и у границы редколесья с кустарниковой тундрой. Здесь у них происходят гон, отел, выкармливание молодняка, формирование зимних стад. В бассейне р. Лебедя, где не выражен альпийский пояс, северные олени находят сходные условия на открытых пространствах болот и старых гарей, поросших кустарниками. В годы изобилия кровососущих насекомых северные олени из бассейна р. Лебедя в летнее время уходят на Албасинские белки. Аналогичные переходы отдельных групп вызываются в зимнее время появлением волков.

В тех районах, где северные склоны гор поросли кедрово-пихтовым лесом с обильно развитыми древесными лишайниками, северные олени

зимой держатся преимущественно в лесном поясе (бассейны рр. Лебедя, Оёра, Сутуёла, Кокши). В местах преобладания осветленных лиственничных лесов с малым количеством наземных и древесных лишайников северные олени в ясные зимние дни выходят в горную тундру, где находят пищу по буграм с невысоким снежным покровом (бассейны рр. Чульчи и Шавлы). В альпийском поясе олени держатся ранней весной на горных склонах по проталинам, образующимся там раньше, чем в лесу. Наиболее постоянно северные олени держатся в альпийском и субальпийском поясах в жаркие летние дни близ оставшихся снежных пятен и застругов по склонам северной экспозиции. Над снежной поверхностью, даже в июльские полуденные часы, температура воздуха на высоте 1 м

Рис. 11. Копыта алтайских северных оленей: слева — самца летом, справа — самки, ранней весной

не поднимается выше 10°, что препятствует интенсивному лёту кровососущих насекомых и оводов. По краям снежных полей, на освобожденной от снега почве, в изобилии развивается сочная травянистая растительность. Здесь северные олени находят необходимую прохладу, защиту от насекомых и обильную питательную пищу. То, что северные олени в жаркие дневные часы выходят к снежным полям и застругам, используется промышленниками для охоты на них и для учета численности. С наступлением вечерней прохлады, когда ветер подует с вершин гор в долины, северные олени спускаются в редколесье или в лес, где проводят ночные часы.

А. Н. Формозов (1946) отмечает, что у тундровых оленей за зимний период происходит сильное снашивание передних копыт, выполняющих большую работу при выкапывании корма из-под снега, отличающегося в тундре значительной плотностью. В алпийском поясе на Алтае плотность снега тоже весьма велика, но снашивания копыт у алтайских оленей не наблюдается (рис. 11). Это является доказательством, что алтайские северные олени в зимнее время добывают себе пищу преимущественно из-под рыхлого снежного покрова, несвойственного области распространения горных тундр.

Северные олени в течение суток переходят из одного пояса гор в другой, что, помимо наблюдений, хорошо заметно по видовому составу растений, поедаемых северными оленями. В желудке одного оленя попадаются растения, свойственные лишайниковой и кустарниковой тундре, альпийским и субальпийским лужайкам, а также распространенные только в редколесье и в лесу.

Типичным жителям открытых пространств свойственно сильно развитое зрение, которым они преимущественно пользуются при определении опасности. У северных оленей зрение развито слабо, а у взрослых самцов

Таблица 6

**Видовой состав и кормовое значение растений, входящих в пищу алтайских северных оленей**

| № п п | Название растений* | Кормовое значение | Пояс, где встречается | Время года, когда поедается |
|---|---|---|---|---|
| | **Лишайники** | | | |
| 1 | Ягель (Cladonia rangiferina Web.) | Основное | Всюду, чаще в лесу и редколесье | Круглый год |
| 2 | Cl. amaurocraea Spreng.++ | „ | То же | „ „ |
| 3 | Cl. alpestris Rabenh. | „ | Всюду, чаще в редколесье | „ „ |
| 4 | Cl. silvatica Hoffm. | „ | Всюду, реже в лесном поясе | „ „ |
| 5 | Cl. uncialis Hoffm.+ | „ | Чаще в редколесье | „ „ |
| 6 | Getraria islandica Ach.++ | „ | Реже в лесном поясе | „ „ |
| 7 | C. cuculata Ach. | „ | Всюду в небольшом количестве | „ „ |
| 8 | C. nivalis Ach.++ | „ | Реже в лесном поясе | „ „ |
| 9 | Alectoria ochroleuca Nyl. | Неизвестно | Преимущественно в альпийском поясе | Зима |
| 10 | Usnea longissima Ach. | Основное | В лесном поясе | Особенно зима |
| 11 | U. sibirica Rosan.++ | „ | „ „ | „ „ |
| 12 | U. plicata Hoffm. | „ | „ „ | „ „ |
| 13 | Bryopogon halibeiformes Elenk.++ | „ | „ „ | „ „ |
| 14 | Stereocaulon paschalé Fr. Hoffm. | Второстепенное | Преимущественно в альпийском поясе | Весна |
| 15 | St. tomentosum Fr. | То же | Преимущественно в лесном поясе | „ |
| 16 | Cladonia mitis Sands. | „ „ | В лесном поясе | Лето, осень |
| 17 | Collema sp.+ | Неизвестно | Неизвестно | Лето |
| 18 | Nephroma laevigatum Nyl.+ | „ | „ | „ |
| 19 | Umbelicaria sp.+ | „ | „ | Осень |
| 20 | Menegazzia sp.+ | „ | „ | „ |
| 21 | Parmelia centrifuga Ach.+ | Второстепенное | В лесном поясе | Лето |
| 22 | P. physoides Ach.+ | То же | „ „ | „ |
| 23 | Fungi | „ | „ „ | Осень |
| | **Травянистая растительность** | | | |
| 24 | Типчак (Festuca supina Schur.) | Основное | В альпийском и субальпийском поясе | Круглый год (зимой из-под снега) |
| 25 | Овсяница (F alpina L.) | „ | Всюду | То же |
| 26 | Ежа сборная (Dactylis glomerata L.)++ | „ | „ | „ „ |
| 27 | Мятлик (Poa alpina L.) | „ | В альпийском и субальпийском поясе | „ „ |
| 28 | Осока черная (Carex atrata L.)+ | „ | В альпийском и субальпийском, реже в лесном поясе | „ „ |
| 29 | Осока волосистая (C. capillaris Ehrh.) | „ | То же | „ „ |
| 30 | Осока (C. lasiocarpa Ehrh.) | „ | „ „ | „ „ |
| 31 | Щавель (Rumex acetosa L.) | „ | Всюду | Весна, лето, осень |
| 32 | Горец (Polygonum bistorta L.) | „ | „ | То же |

| № п/п | Название растений* | Кормовое значение | Пояс, где встречается | Время года, когда поедается |
|---|---|---|---|---|
| 33 | Горец живородящий (P. viviparum L.)++ | Основное | Всюду | Весна, лето, осень |
| 34 | Калужница болотная (Caltha palustris L.) | „ | В альпийском и субальпийском поясе | Весна, лето |
| 35 | Лютик алтайский (Ranunculus altaicus Laxm.) | „ | В альпийском поясе | Весна, лето, осень |
| 36 | Первоцвет (Primula Pallasii Lehm.) | „ | В альпийском и субальпийском поясе | То же |
| 37 | Кортуза (Cortusa Matthioli L.) | „ | То же | „ „ |
| 38 | Дороникум (Doronicum altaicum Pall.) | „ | „ „ | „ „ |
| 39 | Горькуша широколистная (Saussurea latifolia Ledb.) | „ | „ „ | „ „ |
| 40 | Горькуша двухцветная (S. discolor D. C.) | „ | „ „ | „ „ |
| 41 | Вейник (Calamgrostis sp.) | Второстепенное | В субальпийском и лесном поясе | „ „ |
| 42 | Порезник (Libanotis monstrosa D. C.) | То же | В альпийском и субальпийском поясе | Лето, осень, весна |
| 43 | Шульция (Schultia crinita Spreng.) | „ „ | То же | То же |
| 44 | Зубровка (Hierochloa alpina R. et Schult.) | „ „ | В альпийском поясе | Круглый год (зимой из-под снега) |
| 45 | Пушица алтайская (Eryophorum altaicum Meinsh.) | „ „ | В альпийском и субальпийском поясе | Лето |
| 46 | Купальница (Trollius asiaticus L.) | „ „ | То же | Весна, лето |
| 47 | Водосбор (Aquilegia glandulosa Fisch.) | „ „ | „ „ | То же |
| 48 | Крестовник (Senecio aurantiacus D. C.) | „ „ | „ „ | „ „ |
| 49 | Щучка [Deschampsia caespitosa (L.)]+ | „ „ | Всюду | Весна, лето, осень |
| 50 | Колподиум (Colpodium altaicum Trin.) | „ „ | В альпийском поясе | Лето |
| 51 | Овес (Avena sp.)+ | „ „ | Всюду | Весна, лето, осень |
| 52 | Ожика (Luzula multiflora Lej.) | „ „ | В альпийском поясе | То же |
| 53 | Остролодка [Oxytropis altaica (Pall.)] | „ „ | То же | „ „ |
| 54 | Остролодка (O. strobilacea Lebd.) | „ „ | „ „ | „ „ |
| 55 | Callianthemum angustifolium Vitasek | „ „ | „ „ | Лето |
| 56 | Герань белоцветная (Geranium albiflorum Lebd.) | „ „ | В альпийском и субальпийском поясе | Лето, осень |
| 57 | Борщевник (Heracleum dissectum Lebd.) | „ „ | В субальпийском и лесном поясе | Весна, начало лета |
| 58 | Володушка золотистая (Bupleurum aureum Fisch.) | „ „ | То же | Лето, осень |
| 59 | Володушка (B. multinerve D. C.) | „ „ | „ „ | „ „ |
| 60 | Трипутник (Swertia obtusa Ledb.) | „ „ | В альпийском и субальпийском поясе | Весна, лето, осень |

Таблица 6 (продолжение)

| № п п | Название растений * | Кормовое значение | Пояс, где встречается | Время года, когда поедается |
|---|---|---|---|---|
| 61 | Змееголовник (Dracocephalum altajense Laxm.) | Второстепенное | В альпийском и субальпийском поясе | Весна, лето |
| 62 | Лапчатка (Potentilla sp.)+ | Невелико | Всюду | Лето |
| 63 | Астрагал (Astragalus sp.)+ | » | То же | Весна, лето, осень |
| 64 | Куропаточья трава (Dryas oxydonta Juz.) | » | В альпийском поясе | Весна, зима |
| 65 | Брусника (Vaccinium vitis idaea L.)++ | » | В лесном поясе | » » |
| 66 | Мытник (Pedicularis amoena Adams.) | » | В субальпийском поясе | Весна |
| 67 | Осока пузырчатая (Carex vesicaria L.)+ | Неизвестно | Неизвестно | Лето |
| 68 | Овсяница овечья (Festuca ovina L.)+ | » | » | Осень |
| 69 | Овсяница луговая (F. pratensis Huds.)+ | » | » | Лето |
| 70 | Коротконожка (Brachipodium sp.)+ | » | » | » |
| 71 | Купена лекарственная (Polygonatum officinale All.)+ | » | В лесном поясе | » |
| 72 | Генциана (Gentiana sp.)+ | » | В альпийском и субальпийском поясе | Весна, лето |
| 73 | Камнеломка (Saxifraga sp.)+ | » | Всюду | Осень |

Деревья и кустарники

| | | | | |
|---|---|---|---|---|
| 74 | Ива (Salix glauca L.) | Основное | В субальпийском и лесном поясе | Весна, осень |
| 75 | Ива (S. arbuscula L.) | » | То же | » » |
| 76 | Ива (S. Turczaninovii Loksch.) | » | В альпийском поясе | Весна, зима |
| 77 | Береза приземистая (Betula humilis Schrank.) | Второстепенное | В лесном поясе | Весна |
| 78 | Береза круглолистная (B. rotundifolia Spach.)++ | Невелико | В субальпийском и лесном поясе | Весна, осень, зима |
| 79 | Береза бородавчатая (B. verrucosa Ehrh.)++ | » | В лесном поясе | Весна,осень |
| 80 | Таволга вязолистная (Spiraea chamaedryfolia L.) | » | » » | » » |
| 81 | Таволга (S. trilobata L.)+ | » | В субальпийском и лесном поясе | Лето |
| 82 | Акация желтая (Caragana arborescens Lam.) | » | В лесном поясе | Весна, зима |
| 83 | Голубика (Vaccinium uliginosum L.) | » | » » | Зима |
| 84 | Лапчатка кустарниковая (Potentilla fruticosa L.) | » | В субальпийском и лесном поясе | Весна, лето |
| 85 | Ива пепельная (Salix cinerea L.)+ | Неизвестно | Неизвестно | Лето, осень |
| 86 | Боярышник (Crataegus sp.) | » | В лесном поясе | Весна |

Таблица 6 (продолжение)

| № п/п | Название растений * | Кормовое значение | Пояс, где встречается | Время года, когда поедается |
|---|---|---|---|---|
| 87 | Толокнянка (Arctostaphylos Uva ursi Spr.)+ | Неизвестно | В лесном поясе | Лето |
| 88 | Arctous alpina+ | " | Неизвестно | Осень |
| 89 | Кедр сибирский (Pinus sibirica Ledb.)+ | " | В лесном поясе | " |
| 90 | Кедровый стланик [P. pumula (Pall.)]+ | " | Неизвестно | " |
| | Зеленые мхи | | | |
| 91 | Кукушкин лен (Polytrichum commune L.)+ | " | Всюду | Лето, осень |
| 92 | P. piliferum Schreb.+ | " | " | Весна, лето, осень |
| 93 | Mnium undulatum | " | " | Лето |
| 94 | Mnium sp.+ | " | " | " |
| 95 | Ptilium crista-castrensis (L.)+ | " | " | " |
| 96 | Hipnum Schreberi+ | " | " | " |
| 97 | Dicranum scoparium+ | " | " | " |
| 98 | Calliergon sp. | " | Неизвестно | Весна |

* Знаком „+" отмечены растения, встреченные только в содержимом желудков северных оленей; знаком „++" — растения, встреченные в содержимом желудков и в поедях; без знака — растения, найденные только в поедях северных оленей. В графе, где указано, в каком высотном поясе наблюдалось поедание растения, отметка „неизвестно" указывает, что данное растение отсутствует в списках флоры северо-восточного Алтая и найдено только в содержимом желудков северных оленей (Хомутова и Золотовский, 1938).

нависающие над глазами отростки рогов ограничивают кругозор. При определении опасности олени ориентируются с помощью слуха и особенно обоняния. Наши наблюдения показывают, что олени уходят от человека, двигающегося к ним по ветру, с расстояния до 4 км. Чтобы увидеть диких северных оленей и приблизиться к ним, нужно совершать поисковый маршрут только против ветра или «в полветра». Неожиданно вспугнутые, северные олени всегда делают круг, забегая на сторону, подветренную от испугавшего их предмета.

Г. Д. Рихтер (1940) и Н. В. Друри (1949) рассматривают северных оленей как типичных обитателей лесотундры. Этот вывод верен и для алтайских северных оленей — типичных горнотаежных обитателей в широком смысле этого слова.

По составу пищи северные олени резко отличаются от других видов копытных животных. На Алтае, даже летом, при изобилии травянистого корма, в пищевом рационе оленей преобладают лишайники, что не исключает большого разнообразия поедаемых видов растений (табл. 6).

Определение растений из содержимого желудков северных оленей было проведено в Московском институте пушного и охотничьего промысла П. В. Сергеевой.

Как видно из табл. 6, состав растений, служащих пищей северным оленям, разнообразен и включает виды, распространенные во всех высотных поясах.

Следует отметить, что при изобилии травянистых кормов в летний период все же основным (по весу) кормом северным оленям служат лишайники (табл. 7). Листья и побеги деревьев и кустарников составляют менее десятых процента.

По соотношению кормовых групп растений в пище алтайские олени существенно отличаются от домашних — новоземельских и ямальских, у которых в бесснежный период года в кормах преобладают травянистые растения (Игошина, 1936; Александрова, 1936, 1937).

Таблица 7

**Соотношение кормовых групп растений в содержимом желудков северных оленей по сезонам года (в % от общего веса растительной массы)**

| Кормовые группы | Весна (11.V 1939) | Лето (19.VII 1938) | Осень (14.VIII 1938) |
|---|---|---|---|
| Лишайники . . . | 69,6 | 45,8 | 74,5 |
| Травы . . . . . | 29,3 | 39,5 | 19,4 |
| Зеленые мхи . . | 1,1 | 14,7 | 6,1 |

При оценке роли лишайников в кормах алтайского северного оленя необходимо учитывать, что не всегда по растительной массе можно судить о главенствующей роли того или иного растения в питании организма. Алтайские северные олени имеют возможность свободного выбора растений и практически не ограничены размерами пастбищ. При пастьбе животные выбирают наиболее питательные части растений, большей частью плодоносящие, которые по общему весу могут уступать другим, менее ценным компонентам пищи, но по питательности для организма животного иметь большее значение.

Большой интерес в физиологии питания северных оленей представляет поедание ими зеленых мхов в количестве до 14,7% общего веса съеденной пищи, если учесть, что в летнее время имеется в изобилии другой корм. По данным К. Н. Игошиной (1936) и В. Д. Александровой (1937), у ямальских и новоземельских домашних оленей количество мхов в зимнем пищевом режиме достигает в среднем 39%, а в отдельных случаях 61%! Некоторые виды поедаемых мхов (Polytrichum piliferum) имеют надземные части в виде плотных подушечек, возвышающихся над поверхностью почвы всего на 5—10 мм. Трудно предположить, чтобы такие мелкие, крепко сидящие в почве растения случайно в большом количестве захватывались животными. Роль мхов в питании северных оленей, как отмечает Н. В. Друри (1949), еще не выяснена.

Минеральное питание северных оленей изучено слабо. На Алтае, как и в других областях распространения этого животного, северные олени с большой охотой поедают поваренную соль, а также снег и лишайники, смоченные человеческой мочой. На этом основаны приемы охоты на оленей. По нашим наблюдениям, северные олени на Алтае, так же как и лоси, в отличие от других копытных животных не посещают сухих солонцов с выщелоченными мелкоструктурными пылевидными суглинками, поедание которых у других копытных связано с более резким изменением пищевого режима по сезонам (Шапошников, 1953). Жидкие солонцы, содержащие соли в растворе, охотно посещаются северными оленями и другими копытными в течение всего года. Иногда северные олени на Алтае поедают животную пищу. В желудке северного оленя-самца, убитого 19 июля, был найден кусочек шкурки полевки. Во время очистки рогов перед периодом гона северные олени, так же как и маралы, поедают кожу, счищенную с рогов.

К периоду гона, в конце августа, северные олени достигают наибольшей упитанности. У самцов сильно увеличивается объем шеи, на крупе толщина жировых отложений достигает 8 см.

С 1-х чисел сентября северные олени постепенно сосредоточиваютс в редколесье, где с 10—15 сентября у них начинается гон. Начало гон можно заметить по следам самцов, бегающих в это время в поисках са мок «в полветра» по горным склонам и перевалам. Самцы сгоняют само в небольшие группы-гаремы числом в три-пять голов. Обычно неподале ку от такой группы держатся более молодые или слабые самцы и молод няк. Если к самкам начинает подходить близко какой-либо другой саме вожак не торопясь идет к нему, чего бывает достаточно для бегства со перника. Драки между старыми самцами, видимо, происходят до обра зования гарема; об этом свидетельствуют вытоптанные площадки со сле дами оленей. Молодые самцы, держащиеся в стороне, более агрессивн по отношению друг к другу. Они часто сходятся и, наклонив голову, стал киваются рогами. Жестоких драк нам не приходилось наблюдать.

В конце сентября — начале октября самцы уже встречаются отдельны ми группами без самок. В декабре у самцов происходит интенсивны спад рогов. Яловые самки и молодые самцы сбрасывают рога в разны сроки до апреля, а беременные самки — только после отёла, в конце мая Стельные самки образуют отдельно от самцов небольшие группы и д отёла ходят вместе. Отёл у алтайских оленей проходит в редколесье кустарниковой тундре с середины мая.

В летний период большинство оленей держится разрозненно, но жаркие дни на снежниках можно наблюдать группы оленей разно пола и возраста.

Обращает на себя внимание небольшое количество телят в стадах — до 20%,— значительно меньше, чем в стадах северных оленей Кольско п-ва, где, по наблюдению О. И. Семенова-Тян-Шанского (1948, количе ство телят достигает 31%. Небольшое количество телят в стадах алтай ских северных оленей, по всей вероятности, связано со значительны числом хищников — волков, россомах и беркутов. Наибольший вред пого ловью северных оленей на Алтае приносят волки, которые в зимне время постоянно преследуют оленей; об этом свидетельствуют след упорной погони волков за стадами и находки погибших от волков жи вотных.

В отличие от других областей, на Алтае северные олени не испыт вают больших страданий от кровососущих насекомых и оводов. На шку рах северных оленей, добытых весной, насчитывалось максимально д 53 личинок кожного овода (Oedemagena tarandi), тогда как у тундровы оленей число личинок кожного овода только на одной стороне тела, п данным Арвида и Бергмана (1932), достигает 760.

Необходимый для существования северных оленей комплекс защит ных и кормовых мест обитания, не разобщенных между собой больши пространством, определяет характер сезонных и суточных миграций оле ней на Алтае, совершаемых в пределах вертикальных поясов гор н незначительные расстояния.

## Выводы

Северные олени, распространенные на Алтае, не представляют само стоятельной группы, а являются частью общей алтае-саянской попу ляции.

По морфологическим особенностям алтайские олени принадлежа к наиболее крупным оленям Евразии, сходны с домашними тафаларски ми, имеющими лучшие хозяйственные показатели, и пригодны для улуч шения более мелких рас северных оленей.

По экологическим особенностям алтайские северные олени являютс типичными горнотаежными животными, освоившими места обитания мало используемые другими видами копытных животных и слабо охва ченные хозяйственной деятельностью человека.

Небольшая численность диких северных оленей на Алтае выдвигает необходимость бережной охраны этих ценных животных и принятия мер к увеличению их количества путем усиления борьбы с хищниками (в первую очередь с волками), безусловного запрета охоты на северных оленей в пределах Алтайского края и борьбы с браконьерами, особенно в районе верховий р. Чульчи и бассейна р. Лебедя.

### Литература


Александрова В. Д., 1936. Летний корм оленей на Гусиной Земле, Тр. Аркт. ин-та, т. XXII.— 1937. О зимнем питании домашнего оленя на Новой Земле, Сов. оленеводство, вып. 9.

Адрианов А. В., 1888. Путешествие на Алтай и за Саяны, совершенное в 1881 году. Зап. Русск. геогр. об-ва, по общей географии, т. XI.

Арвид и Бергман, 1932. Кожный и носовой овод северного оленя, Сб. по оленеводству, тундровой ветеринарии и зоотехнии, Ком. Севера, М.

Боголюбский С. Н., 1940. Происхождение и эволюция домашних животных, М

Виноградов М. П., 1936. Экстерьер тафаларских и сойотских оленей, Сов. оленеводство, вып. 6.

Дмитриев В. В., 1938. Копытные звери Алтайского заповедника и прилежащих мест, Тр. Алтайск. гос. заповедника, вып. 1.

Друри Н. В., 1949. Дикий северный олень Советской Арктики и Субарктики, изд Главсевморпути, М.— Л.

Игошина К. Н., 1936. Содержание рубца оленя в снежный период года, Сов. оленеводство, вып. 6.

Керцелли С. В., 1926. Карагасский олень и его хозяйственное значение, Северная Азия, кн. 3.

Машковцев А. А., 1940. Саянский дикий реликтовый северный олень, ДАН СССР, нов. серия, т. XXVII, № 1.

Миддендорф А. Ф., 1869. Путешествие на север и восток Сибири, ч. II.

Петри Б. Э., 1930. Охота и оленеводство у тутурских тунгусов в связи с организацией хозяйства, Иркутск.

Рихтер Г. Д., 1940. Север Европейской части СССР, М.

Сатунин К. А., Туркин Н. В., 1902. Звери России, т. 1, М.

Семенов-Тян-Шанский О. И., 1948. Дикий северный олень на Кольском полуострове, Тр. Лапландск. гос. заповедника, вып. II.

Соколов И. И., 1937. Половозрастная и расовая изменчивость черепа дикого и домашнего северного оленя, Сов. оленеводство, вып. 9.

Соловьев Д. К., 1921. Саянский промыслово-охотничий район и соболиный промысел в нем, Пг.

Тан-Богораз В. Г., 1933. Проблема происхождения домашних животных. Оленеводство, Тр. лабор. генетики АН СССР, Л.

Флеров К. К., 1935. Копытные арктических стран, Звери Арктики, М.

Формозов А. Н., 1946. Снежный покров в жизни млекопитающих и птиц СССР, М

Хомутова М. С. и Золотовский М. В., 1938. Список растений Алтайского государственного заповедника, Тр. Алтайск. гос. заповедника, вып. II.

Шапошников Ф. Д., 1951. Географическое распространение сибирского северного оленя на Алтае, Вопросы географии Сибири, № 2, Томск.— 1953. О «солонцевании» диких копытных животных в горно-таежном Алтае, Бюлл. МОИП, т. LVIII (1).

Юргенсон П. Б., 1938. Материалы к познанию млекопитающих прителецкого участка Алтайского государственного заповедника, Тр. Алтайск. гос. заповедника вып. 1.

Jakobi A., 1931. Das Renntier, Zool. Anz., Leipzig

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIV 1955 ВЫП. 1

# ОТНОШЕНИЕ МАЛЫХ СУСЛИКОВ К РАЗЛИЧНЫМ ПРИМАНКАМ И СПОСОБАМ ИХ ПОДАЧИ

Н. М. СЕМЕНОВ и Д. С. РЕЗИНКО

Государственный научно-исследовательский институт микробиологии и эпидемиологии Юго-Востока СССР («Микроб») и Сталинградская станция Министерства здравоохранения СССР

При борьбе с малыми сусликами (Citellus pygmaeus Pall.) практически важно выбрать такой способ подачи приманок, который, с одной стороны, сводил бы на-нет или, в крайнем случае, уменьшал возможность поедания отравленных приманок домашними животными и многочисленными полезными представителями дикой фауны, а с другой,— обеспечивал бы сравнительно простое нахождение сусликами отравленных приманок и высокую эффективность борьбы этим методом. В связи с этим нас не могли не интересовать физиологические механизмы, лежащие у этих грызунов в основе поиска пищи.

И. П. Павловым доказано, что повадки животных представляют весьма сложные комплексы двигательных рефлекторных реакций, которые являются ответом животного организма на воздействие разнообразных факторов среды. Известно также, что поведение животных, определяясь в основном врожденными (безусловными) рефлексами, может сильно изменяться приобретенными в процессе индивидуального развития временными условнорефлекторными связями организма с внешними условиями его существования и средой обитания вообще. Наряду с этим, из исследований Б. Ю. Фалькенштейна (1946, 1952, 1953), И. П. Ершовой (1948, 1949, 1949а, 1952, 1952а, 1953), И. П. Ершовой и Б. Ю. Фалькенштейна (1948, 1951), П. А. Свириденко (1951), П. А. Свириденко и Л. Л. Гиренко (1951) и П. А. Свириденко и Е. М. Нашиванко (1951) вытекает, что поисково-пищевые реакции на запах семян имеют у некоторых грызунов (мыши, полевки) врожденную природу, т. е. являются безусловными рефлексами. Благодаря этому грызуны способны отыскивать по запаху даже такие семена, которые не встречались ранее в их естественном питании. По данным же некоторых из этих авторов, часть мышевидных грызунов хорошо находит и приманку, зарытую в землю.

Последний довод был для нас интересен в том отношении, что на его основе можно было попытаться применить прикапывание приманок землей для создания большей безопасности для других млекопитающих и птиц метода приманочной борьбы с сусликами. Мы попробовали выяснить степень обоняния у сусликов и способность их находить при помощи этого рецептора семена (а потом и наши отравленные приманки), замаскированные в почве. Если бы суслики оказались способными отыскивать закопанные в почву семена, то, надо полагать, они с большей легкостью находили бы эти семена на поверхности земли среди густой заросли растительности, в трещинах почвы и тому подобных местах, где приманка была бы менее заметной для домашних животных и других полезных представителей фауны млекопитающих и птиц. Одновременно с этим нас интересовал вопрос, какие еще рецепторы, кроме обонятельно-

го, используются сусликами при отыскиваний зерновых приманок, в какой степени участвует здесь зрение, используется осязание и другие поисково-пищевые инстинкты.

Для выяснения отношения сусликов к некоторым приманкам и способам их подачи мы провели в полевой обстановке на юге Сталинградской области непосредственные наблюдения за этими грызунами. Наблюдения велись из специально построенной деревянной будки. Применяя в необходимых случаях бинокль, мы предварительно установили основные жилища (норы) отдельных сусликов и их индивидуальные кормовые участки. Всего под наблюдением было четыре взрослых суслика. Наблюдения начались 8 мая, в период, предшествовавший массовому выходу молодняка из нор. С 10 по 19 мая ежедневная продолжительность наблюдений за сусликами и их отношением к приманкам равнялась 7—8 час., а с 20 по 24 мая оценка степени поедания проводилась в течение дня путем трехкратной проверки (в 11, 14 и 19 час.). Кроме того, для подкрепления некоторых наших выводов были также учтены результаты специальных опытов, проведенных в апреле и начале мая. В этих опытах, как и в процессе наблюдений за отдельными сусликами, приманки в одних случаях раскладывались у нор, в других — закапывались около нор в почву на различную глубину — от 2—3 до 10 см.

Результаты непосредственных наблюдений за отношением сусликов к зерновым приманкам представлены нами в табл. 1. В табл. 2 суммированы итоги опытов по выяснению способностей сусликов находить зарытые в землю зерна овса.

Анализ материалов, представленных в табл. 1 и 2, вместе с результатами наших наблюдений позволяет нам сделать некоторые выводы.

1. В природной обстановке не все суслики поедают приманочные продукты, разложенные у нор. Суслик № 1 (табл. 1) в течение всего периода наблюдений категорически отказывался от поедания предлагаемых ему в различных комбинациях и видах зерен овса и пшеницы.

2. Ни один из трех остальных сусликов (табл. 1) не оказался способным найти приманочные зерна, зарытые в землю, без предварительной прикормки этими же продуктами у нор на поверхности почвы.

3. Только после двух- или трехкратной предварительной прикормки на поверхности почвы у сусликов проявлялись поисково-пищевые реакции, что в большинстве случаев обеспечивало им успех нахождения пищи в почве.

4. Суслики, охотно поедавшие приманки у нор и нашедшие такие же приманки на следующий день закопанными в почве, проявляют в дальнейшем более интенсивную деятельность и энергичные поиски продуктов на большей глубине и, как правило, всегда их находят. Таким образом, внешние условия, в частности характер и степень маскировки корма (защитность участка), могут влиять на изменение поведения сусликов при отыскивании пищи. Аналогичное явление было отмечено Ю. Н. Ченцовой (1952) в условиях природы и применительно к мелким мышевидным грызунам.

5. Эти же суслики не способны были находить приманки, замаскированные в почве на расстоянии всего 50 см от норы. Но стоило только после этого закопать зерна опять в непосредственной близости к норе, как приманки легко были найдены и съедены (суслики № 3 и 4, наблюдения 22 и 23 мая).

6. Суслики при отыскивании приманок в почве пользуются, повидимому, в первую очередь обонятельным рецептором, обнюхивая отдельные участки почвы вокруг норы и в лунках со спрятанными в них семенами. Без сомнения, участвует в этом зрительный рецептор, когда суслики при помощи его подмечают нарушенную при маскировке зерен поверхность почвы. Далее, более чем вероятно, в этом отношении играют какую-то положительную роль органы осязания, когда зверьки могут ощущать, на-

Таблица 1

## Результаты наблюдений за отношением сусликов к приманкам

| Дата | Вид приманки | Способ подачи | Глубина закопки в см | Колич. лунок у норы | Общ. колич. зерен в них | Отметки о поедании |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | | **С у с л и к № 1** | | | | |
| 10.V | Овес + пшеница пророщенная | Разложено у норы по 10 зерен | | — | | Не тронуто |
| 11.V | „ „ „ | Закопано в почву | 2—3 | 4 | 40 | „ „ |
| 12.V | „ „ „ | Разложено у норы по 10 зерен | 2—3 | 4 | 40 | „ „ |
| 13.V | „ „ „ | То же | 2—3 | 4 | 40 | „ „ |
| 14.V | „ „ „ | „ „ | 2—3 | 4 | 40 | „ „ |
| 15.V | „ „ „ | „ „ | 2—3 | 4 | 40 | „ „ |
| 16.V | „ „ „ | „ „ | 2—3 | 4 | 40 | „ „ |
| 17.V | Овес пророщенный + пшеница пророщенная | „ „ | 2—3 | 4 | 40 | „ „ |
| 18.V | То же | „ „ | 2—3 | 4 | 40 | „ „ |
| 19.V | Овес с подсолнечным маслом + + пшеница пророщенная | „ „ | 2—3 | 4 | 40 | „ „ |
| 20.V | Овес пророщенный + пшеница пророщенная | „ „ | 2—3 | 4 | 40 | „ „ |
| 21.V | То же | „ „ | 2—3 | 4 | 40 | „ „ |
| | | **С у с л и к № 2** | | | | |
| 10.V | Овес + овес с подсолнечным маслом | Разложено у норы по 10 зерен | — | — | — | Овес съеден, овес с маслом не тронут |
| 11.V | Овес пророщенный + овес с подсолнечным маслом | Закопано в почву | 2—3 | 4 | 40 | Не тронуто |
| 12.V | Овес + овес пророщенный | Разложено у норы по 10 зерен | 2—3 | 4 | 40 | „ „ |
| 13.V | Овес пророщенный + овес с подсолнечным маслом | То же | 2—3 | 4 | 40 | „ „ |

Таблица 1 (продолжение)

| Дата | Вид приманок | Способ подачи | Глубина закопки в см | Колич. лунок у норы | Общ. колич. зерен в них | Отметки о поедании |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | | Суслик № 2 | | | | |
| 14.V | Овес пророщенный + овес с подсолнечным маслом | Разложено у норы по 10 зерен | 2—3 | 4 | 40 | Все съедено |
| 15.V | То же | То же | 2—3 | 4 | 40 | „ „ |
| 16.V | „ „ | „ „ | — | — | — | Не тронуто |
| 17.V | „ „ | Разложено у норы по 10 зерен и закопано в почву | 5 | 4 | 40 | Все съедено |
| 18.V | „ „ | Закопано в почву | 5 | 4 | 40 | Съедено все зерно с маслом, остальное не тронуто |
| 19.V | „ „ | „ „ „ | 10 | 4 | 40 | В одной лунке съеден овес с маслом, остальное не тронуто |
| 20.V | „ „ | „ „ „ | 10 | 4 | 40 | Съедено все зерно с маслом и пророщенный овес в 1 лунке |
| 21.V | „ „ | „ „ „ | 10 | 4 | 40 | Все съедено |
| 24.V | Овес пророщенный + пшеница пророщенная | „ „ „ | 5 | 4 | 40 | Не тронуто |
| | | Суслик № 3 | | | | |
| 10.V | Овес с подсолнечным маслом | Закопано в почву | 2—3 | 3 | 30 | Не тронуто |
| 11.V | Овес пророщенный + пшеница пророщенная | Разложено у норы по 10 зерен | — | — | — | „ „ |
| 12.V | То же | То же | — | — | — | Съедено 2 зерна пророщенного овса |
| 13.V | „ „ | „ „ | — | — | — | Съеден весь овес и 3 зерна пшеницы |
| 14.V | „ „ | Закопано в почву | 2—3 | 4 | 40 | Не тронуто |
| 15.V | „ „ | „ „ „ | 2—3 | 4 | 40 | Все съедено, за исключением 5 зерен овса в 1 лунке |
| 16.V | „ „ | „ „ „ | 2—3 | 4 | 40 | Съеден в 1 лунке овес, в другой — пшеница |
| 17.V | Овес + овес пророщенный | „ „ „ | 5 | 4 | 40 | Съеден овес в 2 лунках |
| 18.V | „ „ „ | „ „ „ | 7—8 | 4 | 40 | Съеден пророщенный овес в 1 лунке |

Таблица 1 (продолжение)

| Дата | Вид приманок | Способ подачи | Глубина закопки в см | Колич. лунок у норы | Общ. колич. зерен в них | Отметки о поедании |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | | Суслик № 3 | | | | |
| 19.V | Овес + овес пророщенный | Закопано в почву | 10 | 4 | 40 | Все съедено |
| 20.V | „ „ „ | „ „ „ | 10 | 4 | 40 | „ „ |
| 21.V | „ „ „ | „ „ „ | 10 | 4 | 40 | „ „ |
| 22.V | Овес пророщенный | „ „ „ | 3 см на расстоянии 50 см от норы | 3 | 30 | Не тронуто |
| 23.V | „ „ | „ „ „ | То же | 3 | 30 | „ „ |
| 24.V | Овес пророщенный + пшеница пророщенная | „ „ „ | 5 | 4 | 40 | Овес съеден весь, пшеница в 1 лунке |
| | | Суслик № 4 | | | | |
| 10.V | Овес пророщенный | Закопано в почву | 2—3 | 3 | 30 | Не тронуто |
| 11.V | Овес пророщенный + овес с подсолнечным маслом | „ „ „ | 2—3 | 4 | 40 | „ „ |
| 12.V | То же | Разложено у норы по 10 зерен | — | — | — | „ „ |
| 13.V | Овес пророщенный с подсолнечным маслом + овес с подсолнечным маслом | То же | — | — | — | Все съедено |
| 14.V | То же | Закопано в почву | 2—3 | 4 | 40 | Не тронуто |
| 15.V | „ „ | „ „ „ | 2—3 | 4 | 40 | Все съедено |
| 16.V | „ „ | „ „ „ | 2—3 | 4 | 40 | „ „ |
| 17.V | Овес + пшеница пророщенная | „ „ „ | 5 | 4 | 40 | „ „ |
| 18.V | „ „ „ | „ „ „ | 7—8 | 4 | 40 | Все съедено, кроме пшеницы в 1 лунке |
| 19.V | „ „ „ | „ „ „ | 10 | 4 | 40 | Все съедено |
| 20.V | „ „ „ | „ „ „ | 10 | 4 | 40 | „ „ |
| 21.V | „ „ „ | „ „ „ | 10 | 4 | 40 | „ „ |
| 22.V | Овес пророщенный | „ „ „ | 3 см на расстоянии 50 см от норы | 3 | 30 | Не тронуто |
| 23.V | „ „ | „ „ „ | То же | 3 | 30 | „ „ |
| 24.V | Овес пророщенный + пшеница пророщенная | „ „ „ | 5 | 4 | 40 | Все съедено |

Таблица 2

## Результаты опытов по нахождению сусликами зерен овса, зарытых в почву

| Дата | Глубина закопки в см | Колич. сусликов (жилых нор) | Колич. лунок у каждой норы | Колич. зерен в каждой лунке | Колич. зерен всего | Колич. откопанных лунок | Колич. нор, у которых откопаны лунки | Общ. колич. съеденных зерен за день | Общий % поедания |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| **Опыты с предварительной подкормкой в течение 2—3 дней** | | | | | | | | | |
| 25.IV | 2—3 | 5 | 1 | 30 | 150 | 4 | 4 | 79 | 52,7 |
| 26.IV | 2—3 | 5 | 1 | 30 | 150 | 5 | 5 | 150 | 100,0 |
| 26.IV | 5 | 5 | 1 | 30 | 150 | 5 | 5 | 150 | 100,0 |
| 28.IV | 10 | 5 | 1 | 20 | 100 | 3 | 3 | 60 | 60,0 |
| 29.IV | 2—3 | 3 | 3 | 30 | 90 | 8 | 3 | 80 | 88,8 |
| 29.IV | 5 | 3 | 2 | 20 | 120 | 4 | 3 | 80 | 66,6 |
| 29.IV | 10 | 3 | 1 | 30 | 90 | 3 | 3 | 85 | 94,4 |
| **Опыты без предварительной подкормки** | | | | | | | | | |
| 27.IV | 5 | 5 | 1 | 30 | 150 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 27.IV | 10 | 5 | 1 | 30 | 150 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 4.V | 2—3 | 3 | 3 | 10 | 90 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 4.V | 5 | 3 | 2 | 20 | 120 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 4.V | 10 | 3 | 1 | 30 | 90 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 5.V | 2—3 | 3 | 3 | 10 | 90 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 5.V | 5 | 3 | 2 | 20 | 120 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 5.V | 10 | 3 | 1 | 30 | 90 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 7.V | 10 | 5 | 1 | 30 | 150 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 9.V | 2—3 | 5 | 3 | 10 | 150 | 0 | 0 | 0 | 0 |

пример при помощи лапок, другую, отличную от обычной, упругость почвы в месте закладки зерна, что, повидимому, определяет у них реакцию (рефлекс) к копанию в этом месте земли.

Таким образом, отыскивание и нахождение в почве зерновых продуктов сусликами, предварительно подкормленными, обусловливается, очевидно, всеми или, во всяком случае, большей частью физиологических рецепторов, свойственных этим зверькам. В связи с этим нельзя не согласиться с совершенно правильным, по нашему мнению, доводом Н. И. Калабухова (1952), который указывает, что представление некоторых исследователей о том, что грызуны пользуются в поисках пищи каким-либо одним воспринимающим аппаратом, глубоко ошибочно, так как оно противоречит, по словам автора, крайне важному основному положению учения И. П. Павлова, отвергающему такую одностороннюю концепцию взаимоотношений животных с внешней средой.

7. Ошибочно, по нашему мнению, предполагать наличие у малых сусликов, обитающих в различных географических зонах своего ареала, одинаковых (сходно развитых) безусловных рефлексов на запах культурных семян. В этом отношении, без сомнения, права Н. И. Ларина (1952), утверждающая, что специализация рефлекторной деятельности малых сусликов находится в прямой зависимости от условий существования этих грызунов в различных ландшафтно-географических участках. Адаптация сусликов к поискам и сбору зерна в районе проведения наших работ выражена была, вероятно, слабее, чем в других местах, так как посевы зерновых культур на больших пространствах наших территорий почти отсутствовали.

В связи с этим важны для нас и высказывания А. А. Машковцева (1949), который в полном соответствии с учением И. П. Павлова подчеркивал, что «целостные функции (инстинкты) животных, со своей сложной стадийной структурой, не появляются в готовом виде при рождении, а формируются, слагаются в процессе индивидуального развития, в результате прямого взаимодействия организма с внешней средой».

Т. В. Сахарова (1953) в своей интересной и оригинальной по замыслу работе показала, что приспособительные изменения формы и функции различных органов животных определяются их отношением к окружающей среде. Исходя из этого, можно предполагать, что наличие различных адаптивных особенностей строения носовой полости может обнаруживаться не только у близких по систематическому положению видов грызунов, но, повидимому, даже и у отдельных представителей одного вида, обитающих в разных частях своего ареала.

8. После ряда подкреплений пищевых реакций скармливанием у нор разных видов зерен у сусликов образуется ряд условно-рефлекторных анализаторов, позволяющих зверькам в дальнейшем находить на разной глубине закопанные в землю приманочные продукты. Надо полагать, что найденная раз в необычном месте пища определяет как дальнейшее поведение животных вообще, так в частности и проявление в большей степени, наряду с обонянием и зрением, таких рецепторов, как осязание и вкус. Аналогичные мысли в свое время были высказаны и Н. И. Калабуховым (1952), который писал, что грызуны воспринимают пищевые объекты как целое, определяя их пригодность, съедобность, всеми своими рецепторными аппаратами (стр. 565), и что при нахождении пищи (или приманки) дальнейшее поведение грызунов, бесспорно, зависит и от участия других органов их чувств — осязания и вкуса (стр. 566).

9. Сопоставительная оценка результатов наблюдений за нахождением сусликами в почве пророщенных (влажных) и непророщенных (сухих) зерен овса показала, что зверьки не оказывают какого-либо заметного предпочтения тому или другому виду зерен и потому, вероятно, влажность корма не способствует его нахождению в почве. Таким образом, предположения некоторых авторов (Ершова, 1952а; Мершалова, 1953)

о наличии у сусликов особой гигрорецепции (влагочувствительности) едва ли можно считать обоснованным. Наши суслики без предварительной подкормки и без безусловного подкрепления (неоднократного выкапывания и поедания) не проявляли вообще этого вида рецепции и не делали различий в отношении влажных или сухих приманок.

10. Основным выводом из проведенных нами наблюдений и опытов можно считать, что суслики не находят в почве зерна, закопанные на глубину всего 2—3 см без предварительной подкормки тем же зерном, раскладываемым у нор. Относясь к дневным животным, они обладают, без сомнения, хорошим зрением, при помощи которого легко ориентируются в окружающей обстановке, и потому зрительный рецептор является у них, повидимому, ведущим при нахождении ими пищи на поверхности почвы. Поэтому раскладка (разброс) приманок кучками (рассеянными) у нор или на курганчиках является при борьбе с сусликами пока что наиболее целесообразной.

### Литература


Ершова И. П., 1948. Материалы к эколого-физиологическому обоснованию приманочного метода борьбы с водяной крысой, Сб. тр. ВИЗР.— 1949. Значение органов чувств (рецепторов) у полевок и мышей при отыскивании пищи (автореф. дисс.).— 1949а. О явлениях гигрорецепции у грызунов, Тр. ВИЗР, 2.— 1952. О некоторых особенностях обонятельной рецепции у грызунов, Зоол. журн., т. XXXI, вып. 1.— 1952а. Некоторые данные о рецепции грызунов, Тез. докл. на Всесоюз. совещании по проблеме изучения грызунов и борьбе с ними в ЗИН АН СССР.

Ершова И. П. и Фалькенштейн Б. Ю., 1948. О роли обонятельного рецептора в питании полевок и мышей, Журн. общ. биологии, 5.— 1951. О роли зрения при отыскивании пищи некоторыми дикими грызунами, там же, 4.

Калабухов Н. И., 1952. К вопросу о роли различных рецепторов в поисках пищи у грызунов, Зоол. журн., т. XXXI, вып. 4.

Ларина Н. И., 1952. О роли обонятельного и зрительного рецепторов у грызунов, Зоол. журн., т. XXXI, вып. 3.

Машковцев А. А., 1949. Значение для биологии учения Ивана Петровича Павлова о высшей нервной деятельности, Усп. совр. биологии, 1.

Мершалова А. Ф., 1953. Малый суслик как вредитель насаждений дуба на юго-востоке Европейской части СССР и меры борьбы с ним (автореф. дисс.).

Сахарова Т. В., 1953. Адаптивные особенности строения носовой полости грызунов, Зоол. журн., т. XXXII, вып. 4.

Свириденко П. А., 1951. Теоретические разногласия о роли обонятельного рецептора у грызунов и практическое их преломление, Зоол. журн., т. XXX, вып. 4.

Свириденко П. А. и Гиренко Л. Л., 1951. Значение обонятельного рецептора при разыскивании грызунами корма, Тр. Ин-та зоол. АН УССР, VI.

Свириденко П. А. и Нашиванко Е. М., 1951. Реакция мышевидных грызунов на вещества, обладающие сильным неприятным запахом, Тр. Ин-та зоол. АН УССР, VI.

Фалькенштейн Б. Ю., 1946. Пути эволюционно-биологического обоснования приманочных методов борьбы с грызунами, Журн. общ. биологии, 6.— 1952. О так называемых теоретических разногласиях о роли обонятельного рецептора у грызунов, Зоол. журн., т. XXXI, вып. 1.— 1953. Опыт изучения анализаторных функций у вредных грызунов в целях разработки мер борьбы с ними, Усп. совр. биологии, 1.

Ченцова Ю. Н., 1952. Поведение мышевидных грызунов при отыскивании пищи и защита от них семян в посевах, Зоол. журн., т. XXXI, вып. 3.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIV 1955 ВЫП. 1

# КРИТИЧЕСКИЙ РАЗБОР ОСНОВНЫХ И НЕКОТОРЫХ ЧАСТНЫХ ОБОБЩЕНИЙ А. Н. СЕВЕРЦОВА И ЗАДАЧИ СОВРЕМЕННОЙ МОРФОЛОГИИ ЖИВОТНЫХ

Д. М. ФЕДОТОВ

Институт морфологии животных им. А. Н. Северцова АН СССР

## Введение

К плеяде крупнейших русских зоологов-эволюционистов последней четверти XIX — начала XX столетия, последователей А. О. Ковалевского и И. И. Мечникова, принадлежат В. В. Заленский, Н. В. Бобрецкий, Н. В. Насонов, В. М. Шимкевич, М. А. Мензбир, В. Т. Шевяков, Н. А. Холодковский, А. Н. Северцов. В этой плеяде А. Н. Северцов был одним из младших, но для разработки дарвинизма он сделал едва ли не больше других, так как дал много морфологических доказательств в пользу материалистической теории эволюции Дарвина.

А. Н. Северцов упорно, десятки лет, работал над морфологической стороной эволюционного процесса, над проблемой изменения организмов в течение индивидуального и филогенетического развития. Выводы и обобщения он делал в основном на собственном материале и в итоге вскрыл ряд морфологических закономерностей эволюции животных. В этой области к нему вполне относятся слова И. В. Мичурина о том, что «вообще в решении серьезных вопросов нужны мнения исключительно только тех деятелей, которые вели наблюдения в течение именно долголетнего и притом личного труда».

А. Н. Северцов в течение почти 20 лет работал в исключительно благоприятных для науки условиях, созданных Великой Октябрьской социалистической революцией, но несмотря на это, прогрессивное в его взглядах на роль внешней среды в эволюции животных не получило своего дальнейшего развития; наоборот, в конце своей деятельности он более решительно отрицал возможность наследования приобретенных свойств и был под бо́льшим, чем прежде, влиянием вейсманизма-морганизма. Иными словами, А. Н. Северцов был лишь материалистом-дарвинистом, а его теория эволюции животных — теорией, основанной на положениях естественно-исторического, а не диалектического материализма; отсюда понятно, что в его взглядах были крупные ошибки и противоречия, на которых я остановлюсь ниже.

## Основные обобщения А. Н. Северцова

Как известно, А. Н. Северцов начал свою работу со сравнительно-эмбриологических исследований над низшими позвоночными в том эволюционно-филогенетическом направлении, основы которого были заложены Дарвином и которое характерно для работ по морфологии животных многих русских зоологов, особенно бывш. петербургской школы конца XIX столетия.

В своих исследованиях А. Н. Северцов разрешил ряд важных вопро-

сов сравнительной анатомии позвоночных животных, как-то: вопрос о метамерии головы, о происхождении конечностей четвероногих животных из многолучевого плавника их рыбообразных предков, о происхождении покровных костей черепа из кожных чешуй, о происхождении плавников рыб и ряд других крупных вопросов морфологии позвоночных животных.

Используя данные сравнительной анатомии, эмбриологии и палеонтологии и учитывая значение изменений функций органов в их филогенезе, А. Н. Северцов дал превосходное родословное древо низших водных позвоночных, много сделал для понимания происхождения наземных четвероногих и т. д. Благодаря обилию и точности собственного фактического материала, глубине анализа, материалистическому пониманию эволюции А. Н. Северцов дал хорошо обоснованную филогению позвоночных.

Однако филогенетические исследования, так называемые конкретные филогенезы, не были основными работами А. Н. Северцова — напротив, он неоднократно подчеркивал, что факты филогенеза являются лишь материалом для изучения морфологических закономерностей эволюции. Он отмечал, что в последарвиновский период велось изучение главным образом эволюции отдельных групп животных и их органов и очень мало изучались законы изменения организмов в течение индивидуального и филогенетического развития. Придавая огромное значение выяснению этих закономерностей, А. Н. Северцов очень много работал над изучением становления строения в основном низших позвоночных животных преимущественно во время постэмбрионального периода развития, он изучал строение животных в динамике для выяснения отношения между индивидуальным и историческим развитием. Благодаря такому методу исследования ему удалось, например, показать ход эволюции висцерального аппарата низших животных из нерасчлененных жаберных дужек примитивных форм через расчлененные дужки брахиальных и предбрахиальных частей жаберного аппарата в ротовые органы хватательного типа высших форм и т. д.

Усилия А. Н. Северцова были направлены на решение проблемы — каким образом и когда приспособительные филогенетические изменения в организации животных проявляются в индивидуальной жизни. В основе его теории филэмбриогенеза лежит идея о том, что процесс эволюции совершается путем эмбриональных изменений — изменения зародышей и личинок вызывают изменения взрослых животных; при этом А. Н. Северцов считал, что не только онтогенез является функцией филогенеза, но и филогенез зависит от эволюции онтогенезов. Признавая взаимозависимость между онтогенезом и филогенезом, А. Н. Северцов стоял на гораздо более верном пути, чем его предшественники, например Геккель, полагавший, что онтогенез — краткое повторение филогенеза, или Гарстанг, считавший, что онтогенез творит филогенез; понимание А. Н. Северцовым взаимоотношений между онтогенезом и филогенезом было более верным.

В основе работ А. Н. Северцова лежит идея о том, что эволюция животных — это эволюция приспособлений, поведения, привычек, инстинктов, функций и строения органов, происходящая под влиянием изменений внешней среды и в соответствии с ними. Развитие животных идет в соответствии со средой, в которой они живут, оно происходит под влиянием изменений внешней среды, вследствие чего существует весьма полное соответствие между строением и функцией животных и особенностями среды, в которой они живут. Направление эволюционного процесса зависит от внешних условий и идет, как подчеркивает А. Н. Северцов, в соответствии с ними, причем «толчком к филогенетическим (эволюционным) изменениям организации и функций животных являются изменения внешней среды, которые определенным образом влияют на опреде-

ленные группы органов, соответственным образом изменяя их» (Северцов, 1945, т. III, стр. 99).

По А. Н. Северцову, приспособления к незначительным, быстро наступающим изменениям среды проявляются в виде ненаследственных, функциональных изменений, а под влиянием очень медленных и постепенных изменений среды происходят наследственные изменения. А. Н. Северцов считал, что в эволюции животных большее значение имеет косвенное влияние окружающей среды (Дарвин), чем результаты прямого воздействия среды и упражнения и неупражнения органов (Ламарк). Но вместе с тем А. Н. Северцов прямо заявлял, что он против мнения большинства, полагавшего, будто эволюция совершается лишь вследствие наследственных изменений (Северцов, 1945, т. III, стр. 263); наоборот, в эволюционном процессе, по его мнению, играют большую роль ненаследственные коррелятивные изменения. А. Н. Северцов считал, что многие изменения среды, непосредственно влияющие на организмы, вызывают именно эти изменения, причем, по его словам, «упражнение и неупражнение органов и влияние внешних условий существования имеют полную силу при коррелятивных изменениях»... и что «принципы Ламарка играют громадную роль в процессе филогенетической эволюции» (там же, стр. 276); и далее: «когда изменения доходят глубоко до половых клеток, соответственно изменяя их, появляются наследственные изменения, под непосредственным влиянием внешних условий» (там же, стр. 273).

В своей морфо-биологической теории эволюции А. Н. Северцов правильно указывал, что критерием биологического прогресса является не сложность организации и не морфологическая дифференцировка, а приспособление: повышение приспособленности является прогрессом, а ее понижение — регрессом. Признаками прогрессивной эволюции вида являются: численное увеличение количества особей, увеличение ареала распространения и распадение в новых условиях на подчиненные систематические группы. А. Н. Северцов устанавливает определенные, закономерные соотношения между прогрессивными и регрессивными изменениями организации, отмечая, что морфологический регресс может быть условием для биологического прогресса. При таком взгляде для нас понятно, почему в результате эволюции в современном мире животных существуют, наряду с высокоорганизованными типами животных, низкоорганизованные.

По А. Н. Северцову, эволюционный процесс, идущий путем ароморфозов, идиоадаптаций, эмбриональных изменений (ценогенезов) и путем морфо-физиологического регресса,— в целом процесс прогрессивный и дивергентный (т. III, стр. 279). А. Н. Северцов подчеркивал, что личиночные приспособления организма в течение онтогенеза, затем исчезающие, важны тем, что они дают животному возможность благополучно перенести наиболее опасный период его жизни. По словам А. Н. Северцова, в эволюции имеются узловые точки с крупными качественными, скачкообразными, изменениями с образованием новых органов, которых не было у предков (ароморфозы, архаллаксисы), и с очень медленными количественными изменениями (идиоадаптации, изменения путем анаболии и т. д.) (Северцов, 1939, стр. 533—534).

Характерно, что А. Н. Северцов, будучи морфологом, к филогенетическим изменениям животных подходит с общебиологической точки зрения. Он выясняет изменения не только строения, но и функции органа и переносит внимание с анатомии на физиологию, придерживаясь верного положения о неразрывности формы и функции, чем подтверждает идею Энгельса о том, что морфологические и физиологические явления, форма и функция обусловливают друг друга. В установленных им типах филогенетических изменений органов (расширение функции, сужение, субституция функций и т. д.) он принимает качественные и количественные изменения именно функций органов. Изучая явления редукции органов и

установив два способа ее (рудиментация и афанизия), А. Н. Северцов подчеркивает биологическую сторону этих явлений — «атрофируются те органы, которые с переходом животного в новую среду перестают быть для него биологически полезными». При этом он отмечает, что приспособления могут достигаться путем изменения поведения животного и функций органов без перемены их строения, т. е. высказывает мысли, близкие к положению об отставании формы от содержания.

Важно также отметить, что А. Н. Северцов в своей теории эволюции животных не был сторонником взгляда Дарвина на мальтузианство и внутривидовую борьбу. Будучи сравнительным анатомом, А. Н. Северцов, однако, пользовался в своих работах данными экологии, гистологии и физиологии и ставил перед этими дисциплинами задачи разработки закономерностей эволюционного процесса в соответствующих областях. Следует еще отметить, что А. Н. Северцов свою морфо-биологическую теорию рассматривал лишь как установление хода прогрессивной и регрессивной эволюции животных — приспособительного процесса и считал эту теорию вместе с теорией филэмбриогенеза лишь предпосылкой для причинного изучения филогенеза. Он не претендовал на признание сделанных им обобщений законами и видел их назначение лишь в том, чтобы «лучше классифицировать и лучше понять ход филогенетического изменения органов животных» (Северцов, 1939, стр. 57).

В огромном фактическом материале по сравнительной анатомии, эмбриологии и филогении позвоночных животных, в ряде обобщений в виде морфологических закономерностей эволюции животных у А. Н. Северцова имеется много объективно ценного, сохраняющего свое значение и в наше время.

Отмеченные выше основные положения А. Н. Северцова прогрессивны, но он не довел до конца разработку своей теории эволюции животных: морфо-биологическая теория и теория филэмбриогенеза — по существу органические части единой теории — остались у А. Н. Северцова лишь главами его исследований. В ряде статей он лишь пробовал объяснить, как ароморфозы и идиоадаптации отражаются на ходе онтогенетического развития; в частности, первые должны быть связанными с сильными изменениями, а вторые — с незначительными изменениями онтогенеза. А. Н. Северцов предполагал, что эволюция путем анаболии достигается очень медленными и постепенными филогенетическими приспособительными изменениями животных и очень медленными и постепенными изменениями условий жизни, тогда как путем архаллаксисов происходят относительно крупные скачкообразные изменения, возникают новые органы, отсутствовавшие у предков. Правда, сам автор считал свою теорию неполной и думал, что для создания полной теории эволюции нужны еще исследования экологов, генетиков, биологов-экспериментаторов, физиологов, гистологов.

Для создания действительной теории эволюции животных необходимы диалектико-материалистические основы: А. Н. Северцов же был материалистом-дарвинистом домичуринского периода и, как он сам подчеркивал, занимался не движущими силами или причинами эволюции, а лишь вопросом о том, как идет эволюция, ее ходом. А. Н. Северцов был далек от правильного понимания определяющего влияния на организмы условий жизни.

Несмотря на ряд верных положений теории эволюции животных А. Н. Северцова, которые были рассмотрены выше, и на установление им ряда достоверных морфологических закономерностей эволюции, его теория не стоит на основах ленинско-сталинской концепции развития, сформулированной в следующих положениях. «Развитие, так сказать, по спирали, а не по прямой линии; — развитие скачкообразное, катастрофическое, революционное; — «перерывы постепенности»; превращение количества в качество...» (В. И. Ленин, Соч., т. XXI, стр. 38). «Развитие как

единство противоположностей»... «главное внимание устремляется именно на познание *источники „само"движения»*. «*Только* вторая дает ключ к „самодвижению" всего сущего; только она дает ключ к „скачкам", к „перерыву постепенности", к „превращению в противоположность", к уничтожению старого и возникновению нового» (В. И. Ленин, «Философские тетради», стр. 328). «Жизнь и развитие в природе включают в себя и медленную эволюцию и быстрые скачки, перерывы постепенности» (В. И. Ленин, Соч., т. XVI, стр. 319). Некоторым из этих положений В. И. Ленина отвечает ряд обобщений А. Н. Северцова, но, не вскрывая движущих сил, причин эволюции и ограничиваясь лишь изучением ее хода, А. Н. Северцов не мог создать теории эволюции животных, которая отвечала бы положениям диалектического материализма.

Материалистическая диалектика ставит перед нами задачу — научно познать законы природы, чтобы изменять и подчинять природу потребностям человека. К. Маркс учил, что «наука — теоретическая сторона производства, а И. В. Сталин указывал, что «наука, порвавшая связь с практикой, с опытом,— какая же это наука?» (И. В. Сталин, «Вопросы ленинизма», изд. 11-е, стр. 540). И действительно, мичуринская биология, основанная на диалектическом материализме, планомерно и успешно воздействует на природу растений и животных, дает возможности изменять их в интересах человека. Работы мичуринцев говорят о формировании свойств организма под влиянием условий жизни, о наследовании свойств, приобретенных в течение индивидуальной жизни. Работы же А. Н. Северцова были чисто теоретическими исследованиями — никаких практических задач он себе не ставил; следовательно, и в этом отношении его работы нас уже не удовлетворяют.

Учитывая это, мы видим, что А. Н. Северцов не мог дать цельной, последовательной научно-материалистической теории эволюции животных, не мог раскрыть взаимоотношений между индивидуальным и историческим развитием животных. Не овладев философией марксизма-ленинизма, А. Н. Северцов не смог постичь развития в духе концепции Ленина — Сталина, поэтому даже его собственные основные положения морфо-биологической теории и теории филэмбриогенеза остались необъединенными, не составили единой, цельной теории эволюции животных.

А. Н. Северцов стоял лишь на позициях естественно-исторического материализма со свойственными последнему противоречиями, ошибками и непоследовательностью. Он находился под известным влиянием некоторых положений Вейсмана и формальной генетики, и, к сожалению, в конце его деятельности (Северцов, 1939) это влияние усилилось. Отойдя еще дальше от признания наследования изменений, возникающих в организме под влиянием условий жизни, он даже аутогенез отрицал уже не столь категорически, как раньше.

Как известно, А. Н. Северцов в течение всей своей деятельности, как он сам пишет (Северцов, 1945, т. III, стр. 22), стоял «на позиции дарвинизма, защищающего эктогенетическую точку зрения, т. е. отвергавшую независимый от изменений среды имманентный, неразложимый принцип, направляющий эволюцию, по мнению аутогенетиков». Он подходил к объяснению приспособленности организмов материалистически — как к результату воздействия условий существования. Такой характер имела уже его первая печатная работа (1891), посвященная изучению особенностей скелета черепа чесночницы, вызванных приспособлением ее к подземному образу жизни и отличных от таковых других бесхвостых амфибий. Для А. Н. Северцова «сложный, целесообразно построенный современный организм представляет продукт эволюционного процесса, и его целесообразность не есть нечто первичное» (там же, стр. 15). Однако А. Н. Северцов проявлял недопустимую терпимость к теории аутогенеза.

Следует напомнить, что в зарубежной литературе в тот период деятельности А. Н. Северцова существовало достаточно четкое разграниче-

ние эктогенеза и аутогенеза. Эволюция происходит по законам природы, ее направление зависит от изменений внешней среды, изменения организмов вызываются воздействиями внешнего мира и внутренними факторами организма, целесообразность организмов объясняется материалистически — такова суть эктогенеза. Напротив того, по аутогенезу, эволюция происходит по метафизическим, независимым от внешнего мира законам, направляется имманентным принципом, изменения организмов обусловлены сверхъестественным принципом самоусовершенствования, а их целесообразность объясняется энтелехией, жизненной силой, витализмом.

А. Н. Северцов (1945, т. III, стр. 15) твердо высказывается против витализма и неовиталистического направления в биологии Дриша, так как «для виталиста целесообразность есть нечто данное и не подлежащее анализу» — это «...принцип, регулирующий явления жизни (энтелехия, доминанта)». В то же время со свойственным ученым того времени объективизмом А. Н. Северцов ниже пишет: «Мы не говорим, что витализм не верен» (стр. 15), и далее: «неовитализм не научная теория..., он в такой же степени стоит в связи с современным идеалистическим направлением метафизической мысли, в какой натурфилософия Окена и Каруса была связана с философией Фихте и Шеллинга» (стр. 16). А между тем это как раз то, что сам А. Н. Северцов фактически отвергает в своих исследованиях.

Позже (1945, т. III, стр. 85), приводя положения аутогенеза о том, что «эволюция совершается на основании некоторого имманентного принципа развития, находящегося внутри самих развивающихся организмов и не зависящего от изменений в наружной среде» (теория К. Э. Бэра, теория батмизма Копа и т. д.), и положение эктогенеза — «толчок к эволюционному процессу дается *изменениями во внешней среде* (курсив А. Н. Северцова.— *Д. Ф.*), понимаемой в самом широком смысле этого слова — это общий исходный принцип теорий Ламарка и Дарвина и всех более новых изменений этих двух теорий», А. Н. Северцов заявляет, что он «держится второй из указанных точек зрения». Он пишет: «По моему мнению, единственный источник филогенетических изменений, происходящих в организмах, лежит в изменениях окружающей среды; без принятия этого принципа мы, как мне кажется, совершенно не в состоянии объяснить себе соответствия между организацией и средой, т. е., другими словами, явлений приспособления».

Однако в последних работах (1939) А. Н. Северцов дает очень смягченное определение аутогенеза (стр. 81): «Как известно, некоторыми исследователями и натурфилософами считается принятым, что эволюция приспособлений происходит в силу действия известного внутреннего, так сказать, имманентного эволюционного принципа, теоретически стоящего вне всякой зависимости от изменений, имеющих место во внешней среде». И далее: «Мне лично существование имманентного аутогенетического принципа в эволюции всегда казалось невероятным именно потому, что, как мы прекрасно знаем и как мы об этом будем еще говорить подробно ниже, все организмы, вплоть до мельчайших деталей приспособлены к окружающей среде». Но А. Н. Северцов не отвергает аутогенез, а лишь указывает: «Мне кажется поэтому, что многое говорит гораздо более в пользу эктогенетической гипотезы эволюции, чем в пользу аутогенеза. По всей видимости, причины филетических изменений в организации животных следует искать в изменениях внешней среды» (разрядка А. Н. Северцова.— *Д. Ф.*). «Если мы этого принципа не примем, то нам останется совершенно непонятным тот общий факт, что организация и функция всех известных нам животных приспособлены до мельчайших подробностей к бесконечно разнообразным условиям среды». «Мы считаем при этом, что влияние косвенного (непрямого) воздействия среды на организм (дарвиновский фактор эволюции) (разрядка

А. Н. Северцова.— *Д. Ф.*) имеет неизмеримо большее влияние, чем все еще не доказанное, как мы это увидим ниже, влияние непосредственного воздействия условий внешней среды и чем, в особенности, еще более голословное утверждение наследования результатов упражнения и неупражнения органов (факторы Ж. Сент-Илера, Бюффона, Ламарка)» (там же, стр. 82).

Отсюда видно, что А. Н. Северцов не только отвергал наследование приобретенных свойств, но и очень терпимо относился к теории аутогенеза, которую В. М. Шимкевич (1925), например, отвергал нацело и без оговорок. Терпимое отношение А. Н. Северцова к аутогенезу тем более недопустимо, что после первой империалистической войны за рубежом эта теория приняла крайне реакционные формы (например, у Дакке, которого А. Н. Северцов цитирует) и стала абсурднее даже библейского сказания о сотворении мира (Федотов, 1939а, стр. 19).

Для нас неприемлемо также одно из основных положений теории филэмбриогенеза А. Н. Северцова о том, что эмбриональные вариации, вызывающие изменение хода эмбриогенеза, возникают благодаря незначительным изменениям идиоплазмы половых клеток (Северцов, 1945, т. III, стр. 104), так как этим отдается дань ошибочной идее Вейсмана о противопоставлении половых клеток клеткам тела животного «бессмертного — смертному». Мы не можем также противопоставлять стадии развития животного взрослому состоянию. Мы изучаем развитие организма как процесс, идущий от зиготы до конца индивидуальной жизни; организм связан во все периоды жизни со средой, а потому мы считаем, что приспособительные изменения в организме возникают в любом периоде жизни (в зародышевом, личиночном, половозрелом), но влияние их на эволюцию данного вида может быть различным. Неправ был А. Н. Северцов и в отрицании взгляда Ламарка на то, что эмбриональные изменения, ведущие к приспособительным изменениям взрослых животных, возникают под влиянием изменения внешних условий (Северцов, 1945, т. III, стр. 104). Мы не вполне соглашаемся с А. Н. Северцовым (1945, стр. 448) в том, что «изменение хода морфогенеза органов не происходит, так сказать, скачками, оно развивается постепенно, путем накопления мелких онтогенетических прогрессивных и регрессивных наследственных вариаций...», так как мы знаем много примеров из истории развития беспозвоночных животных, когда прогрессивные и регрессивные изменения происходят в онтогенезе крайне резко, буквально катастрофически.

Минусом работ А. Н. Северцова является и то, что он все же оставался сравнительным анатомом, типа Гегенбауера, вследствие чего, например, основным объектом его исследований закономерностей филогенеза были органы, а не организм животного в целом. Это наложило отпечаток на всю его школу. Так, многие работы его учеников (Б. С. Матвеева, В. В. Васнецова, С. Г. Крыжановского, А. Н. Дружинина, Н. Н. Дислера и др.), преимущественно сделанные при жизни А. Н. Северцова, в основном посвящены вопросам эволюции и филогении органов позвоночных (производные кожи, плавники, органы дыхания, конечности наземных животных, органы боковой линии, оболочки яиц и т. д.).

## Критика некоторых обобщений А. Н. Северцова на основании преимущественно собственных данных

Рассмотрим некоторые обобщения А. Н. Северцова, использовав результаты своих исследований.

Как известно, А. Н. Северцов считал, что развитие (прогрессивное и регрессивное) крупных признаков, общих большим группам животных, происходит преимущественно путем изменения эмбриональных зачатков на ранних стадиях, а более частные признаки возникают путем измене-

ния поздних, конечных стадий развития (1945, т. III, стр. 168—169), в чем сказалось влияние неверных положений К. Э. Бэра. На самом же деле мы знаем (Федотов, 1924, 1926, 1936), что путем анаболии идет развитие общих признаков у многоветвистой офиуры-горгоноцефала (Gorgonocephalus) (рис. 1, *3*), которая в конце онтогенеза, на стадии офиуры, обладает чертами внешнего и внутреннего строения, типичными для настоящих, неветвистых офиур (рис. 1, *1*). Горгоноцефал на этой стадии онтогенеза (рис. 1, *3*) имеет простые, неразветвленные руки, наружный скелет диска и рук в виде пластинок, хорошо выраженный

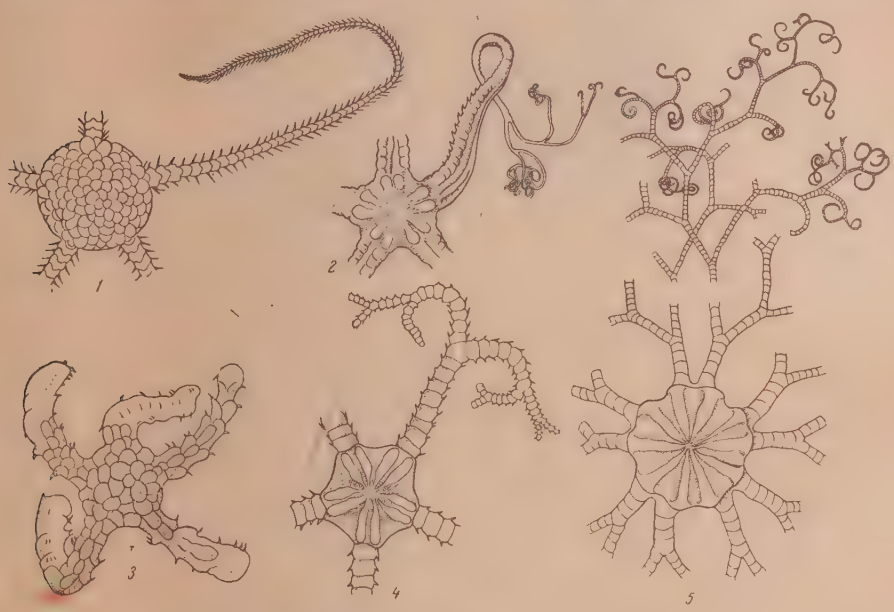


Рис. 1. Развитие горгоноцефала (Gorgonocephalus)

*1* — взрослая офиура с простыми руками (диаметр диска 6,5 мм), *2* — взрослый трихастер (диаметр диска 1,5 мм) с руками, разветвленными на концах (из Людвига, 1878), *3* — стадия офиуры с простыми руками из цикла развития горгоноцефала (диаметр диска 1 мм), *4* — стадия трихастера из цикла развития горгоноцефала (диаметр диска 4 мм) с руками, разветвляющимися на концах, *5* — взрослый горгоноцефал (диаметр диска 82 мм) с сильно разветвленными руками

покровный эпителий, обширную вторичную полость тела, кишечник мешковидной формы, пять пар бурс в виде слепых мешочков, несимметричный, плоский осевой орган, слабо развитые кровеносные сосуды и т. д.

На следующей стадии развития — стадии трихастера (рис. 1, *4*) у него происходит не только сильный рост рук, становящихся длинными, но и образование на самых концах их вильчатых разветвлений; руки способны двигаться не только в горизонтальной плоскости, как у обычных офиур, но и в вертикальной (они могут свертываться); исчезает наружный скелет диска и рук; на диске развиваются радиальные ребра; удлиняются наружные бурсальные щели, бурсы начинают увеличиваться в размерах, все более вдаваясь внутрь полости диска; кишечник начинает приобретать лопастный характер и т. д. На этой стадии развития горгоноцефал живет на коралловых полипах (gersemia) снаружи, охватывая колонию их длинными гибкими руками. И морфологически и экологически горгоноцефал на стадии трихастера по ряду важных признаков отличается от типичных офиур и становится сходным со взрослыми представителями семейства трихастерид, родом трихастер (рис. 1, *2*) и др.

Однако развитие горгоноцефала на этом не останавливается. Стадия трихастера (рис. 1, *4*) путем сложных изменений и дальнейшего развития

переходит в окончательную стадию взрослого горгоноцефала (рис. 1, *5*). Руки все время продолжают расти и, все сильнее разветвляясь на концах, становятся многоветвистыми; диск увеличивается в размерах; мягкая кожа покрывает руки и диск; развивается вторичный скелет в виде мелких гранул; бурсы, продолжая увеличиваться в размерах, сталкиваются, срастаются и сообщаются друг с другом. Они, будучи производными эктодермы, вытесняют вторичную (целомическую) полость тела, которая превращается в систему узких щелей между органами, и становятся обширной, фактически третичной, полостью тела горгоноцефала. Кишечник из мешковидного, слабо лопастного, становится сильно лопастным: от центральной его части отходят длинные радиальные и интеррадиальные выросты. Осевой комплекс органов, развиваясь, становится из несимметричного симметричным; осевой орган, сплюснутый на стадии офиуры, делается круглым в разрезе, симметричным, состоящим из луковицеобразной — оральной и цилиндрической — аборальной частей. Мадрепорит становится большой, продырявленный множеством пор пластинкой. Горгоноцефал покидает колонию полипов, переходит к жизни на подводных скалах, омываемых сильными придонными течениями, и становится половозрелым. Вследствие мощного развития из бурс третичной полости тела и сложного хода полового тяжа по ее стенкам у горгоноцефала развивается огромное количество половых желез вместо ограниченного их числа у типичных офиур.

Таким образом, в конце онтогенетического развития, после завершения метаморфоза при развитии, по терминологии А. Н. Северцова, посредством анаболии или надставок стадий у горгоноцефала происходит ряд крупнейших изменений всей организации путем перехода от стадии офиуры через стадию трихастера ко взрослому состоянию и перемены образа жизни. Словом, вопреки А. Н. Северцову, не частные признаки, а признаки отряда и даже подкласса, каким можно считать группу Euryalae, возникают у горгоноцефала на очень поздних стадиях онтогенетического развития.

А. Н. Северцов, стремясь определить фазы онтогенетического развития животных и вводя новые термины (архаллаксис, девиация, анаболия и т. д.), создавал искусственные границы фазам индивидуального развития, что, однако, не означало, что он не допускал эволюционных изменений хода онтогенеза между этими фазами; но все же это придавало метафизический оттенок ряду его положений.

Обращаясь к другим неправильным обобщениям А. Н. Северцова, я остановлюсь на закономерностях регрессивного развития. Свои наблюдения над редукцией органов у позвоночных А. Н. Северцов обобщил в виде закономерностей такого порядка. При рудиментации, по его словам, зачаток органа уменьшается с самых ранних стадий развития, но у взрослого животного орган сохраняется в виде рудимента; при афанизии зачаток органа закладывается неуменьшенным и сначала развивается нормально, а затем уменьшается в размерах, и у взрослого животного орган совершенно исчезает.

Мои исследования показали, что А. Н. Северцов неправильно обобщил результаты своих работ в виде общей закономерности редукции органов у животных. При изучении регрессивного развития у бабочек — зимней пяденицы (Operophthera brumata L.), опасного вредителя плодовых деревьев и зеленых насаждений, и крупной чехлоноски (Pachytelia unicolor Hufn.) (Федотов, 1936, 1939, 1940, 1940а, 1945, 1946) — мной был установлен ряд новых данных по редукции крыльев. Здесь я не касаюсь регресса других органов, чтобы не загромождать изложения.

У гусениц самок зимней пяденицы (рис. 2, *1*), одинаковых с гусеницами самцов, развитие зачатков крыльев (рис. 2, *1а*) идет нормально, сходно с развитием их у гусениц самцов (рис. 2, *1б*), но по мере развития зачатки крыльев у самок несколько отстают в размерах сравни-

тельно с таковыми у самцов. Благодаря этому у куколки самки (рис. 2, *2*) образуется нормальное куколочное крыло, лишь немного уступающее по величине крылу куколки самца (рис. 2, *6*). Но на поздней

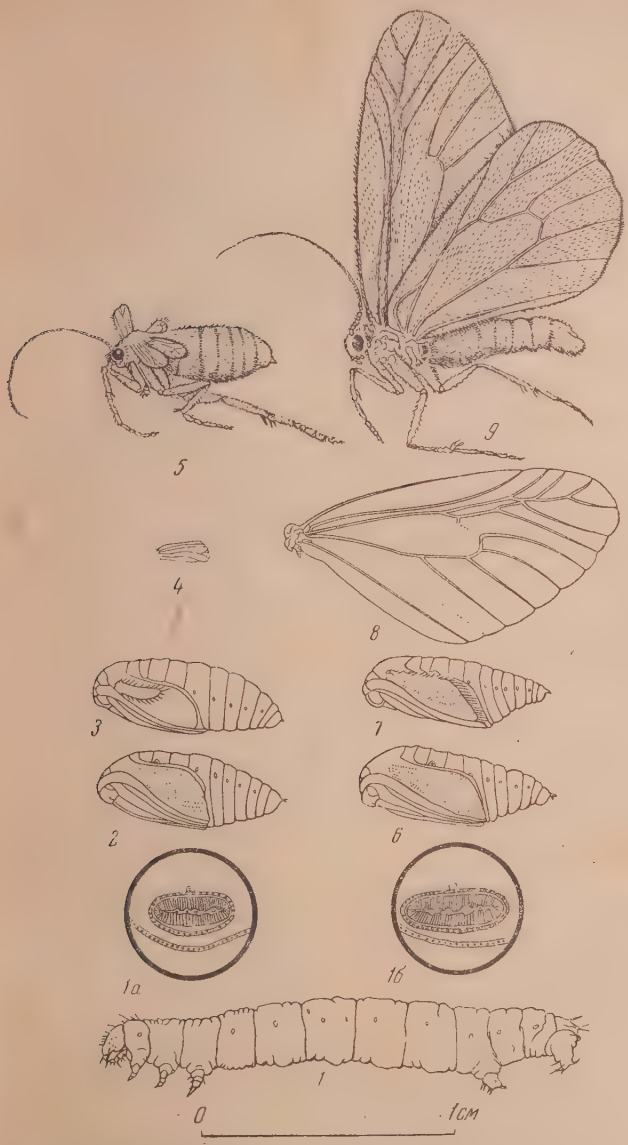


Рис. 2. Развитие зимней пяденицы (Operophthera brumata L.)

*1* — гусеница V возраста самки и самца, *1а* — зачаток крыла в поперечном разрезе гусеницы V возраста самки, *1б* — то же самца, *2* — куколка самки с полным зачатком куколочного крыла, *3* — более поздняя куколка самки, у которой путем редукции большей части крыла образовалось редуцированное крыло самки-бабочки, *4* — крыло бабочки-самки, *5* — короткокрылая бабочка-самка, *6* — куколка самца с куколочным крылом, *7* — более поздняя куколка самца с крылом бабочки, *8* — крыло бабочки-самца, *9* — крылатая бабочка-самец

стадии куколки у самок происходит редукция большей части куколочного крыла (рис. 2, *3*), и из куколки вылупляется бабочка с маленькими, рудиментарными крыльями (рис. 2, *5*). Крыло ее превращено в упрощенный рудимент (рис. 2, *4*). Крыло же в куколке самца

(рис. 2, *6*, *7*) развивается нормально (рис. 2, *8*), и из куколки вылупляется крылатая бабочка-самец (рис. 2, *9*). Таким образом, у самок зимней пяденицы развитие и редукция крыльев происходят не по одному из способов, указанных А. Н. Северцовым, а сначала идут по типу афанизии, после чего переходят на путь рудиментации.

Иначе происходят развитие и редукция крыльев у самок крупной чехлоноски. Гусеницы самок и самцов тоже одинаковые (рис. 3, *1*), разви-

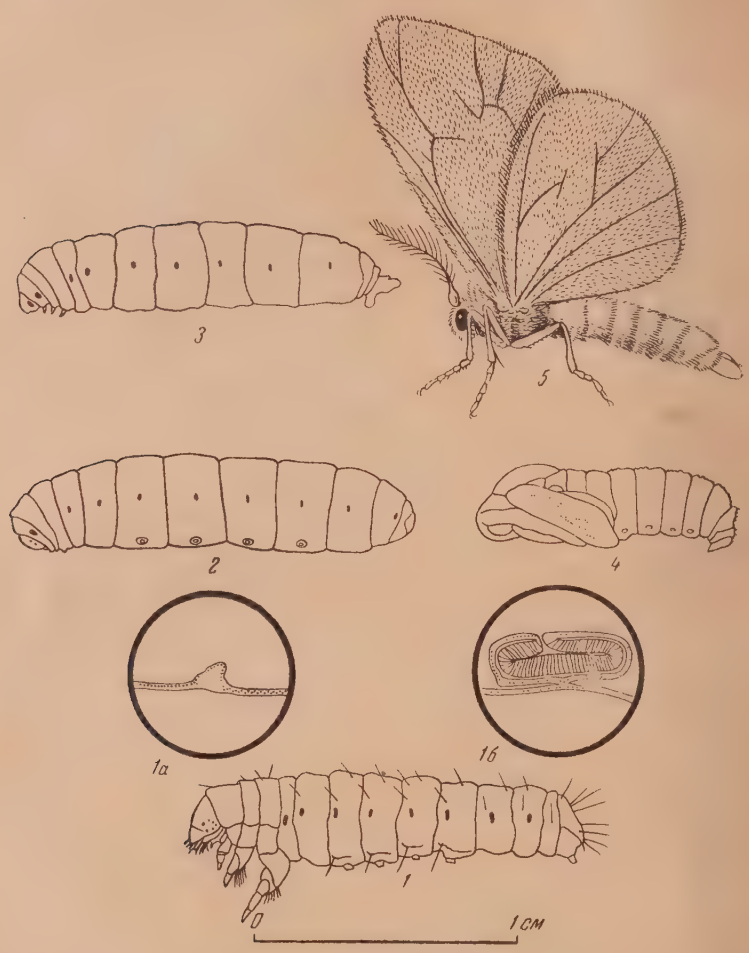


Рис. 3. Развитие бабочки крупной чехлоноски (Pachytelia unicolor Hufn.)

*1* — гусеница V возраста самки и самца (15 мм длины), *1а* — редуцированный зачаток крыла гусеницы самки V возраста в поперечном разрезе, *1б* — нормальный зачаток крыла гусеницы самца V возраста в поперечном разрезе, *2* — куколка самки (17 мм длины), *3* — червеобразная бабочка-самка без крыльев (15 мм длины) с рудиментами ног, *4* — куколка самца (10 мм длины), *5* — крылатая бабочка-самец

тие их идет сходно, но зачатки крыльев у самки в очень раннем (первом) возрасте гусеницы меньше зачатков будущих нормальных крыльев самца. По мере развития гусеницы самки зачатки крыльев упрощаются, регрессируют, превращаясь у гусеницы последнего, пятого возраста (рис. 3, *1*) в маленькие рудименты (рис. 3, *1а*), которые при превращении гусеницы в куколку (рис. 3, *2*) исчезают. Из такой куколки вылупляется червеобразная бабочка-самка (рис. 3, *3*) без всяких следов крыльев. Между тем у гусеницы самца зачатки крыльев от возраста к возрасту развиваются, становятся больше, сложнее (рис. 3, *1б*); гусе-

ница (рис. 3, *1*) превращается в обычную куколку (рис. 3, *4*), из которой вылупляется нормальная крылатая бабочка-самец (рис. 3, *5*).

Следовательно, развитие и редукция крыльев у бабочек-самок крупной чехлоноски протекают иначе, чем у зимней пяденицы и опять не по А. Н. Северцову — они сначала идут по типу рудиментации, а затем переходят на путь афанизии.

Отсюда видно, что установленные А. Н. Северцовым явления редукции органов у позвоночных путем рудиментации и афанизии нельзя было, как он сделал, обобщать в виде закономерностей регресса органов для всех животных. Они представляют лишь частные случаи для некоторых групп (позвоночных) животных.

Изучая редукцию органов, я отмечал (1945), что между способом регресса крыльев насекомого и условиями его жизни существует определенная зависимость. Так, самка зимней пяденицы, живущая поздней осенью и ранней зимой, потерявшая способность к полету, ведет, однако, активный образ жизни. Крепко цепляясь своими ножками и балансируя короткими, рудиментарными крыльями, она ползает по тонким веточкам дерева, стремясь к листовым почкам, вблизи которых откладывает свои яйца. Это обеспечивает жизнь гусеницам, которые, вылупляясь на следующий год в раннюю, холодную весеннюю пору, легко достигают источников пищи, вгрызаясь в листовые почки. Нормальный ход развития крыльев во время онтогенеза самок зимней пяденицы вплоть до стадии куколки важен тем, что вместе с нормальным развитием крыльев идет развитие и других органов груди самки, связанных с крыльями и необходимых ей во взрослом состоянии. Да и крыло, хотя оно потеряло функцию органа полета, все же сохраняет у бабочки-самки некоторое функциональное значение.

Иное положение наблюдается у чехлоносок, у которых самки превращаются почти в пещерных жителей, так как они до конца жизни живут в чехликах гусениц, не покидая их. Они не питаются, лишены ножек и крыльев, не ползают и не летают. Единственная задача самок этого вида — дать побольше жизнеспособных яиц, т. е. воспроизведение потомства.

Важное значение изученных мной примеров редукции крыльев у насекомых заключается в том, что эти примеры говорят о формирующем воздействии на организм животного условий жизни и о зависимости между индивидуальным и историческим развитием. Как известно, зимняя пяденица обладает следующим жизненным циклом. Стадия гусеницы протекает ранней весной, начинаясь со времени набухания листовых почек деревьев, и заканчивается в мае, т. е. в период года, характеризующийся еще слабой межвидовой борьбой среди насекомых, так как число весенних видов их, в частности бабочек, незначительно. С наступлением же теплого периода гусеницы зимней пяденицы покидают деревья и уходят в землю, где и окукливаются. Все лето и бо́льшую часть осени они проводят в земле в стадии куколки (более 5 месяцев), т. е. именно в тот период, когда межвидовая борьба среди насекомых идет наиболее интенсивно и наиболее значительно число их пернатых врагов — птиц. Бабочка зимней пяденицы появляется поздней осенью — ранней зимой, с наступлением холодов (откуда и само название этой бабочки — зимняя пяденица), когда межвидовая борьба среди насекомых уже крайне ограничена, когда активными являются лишь очень немногие виды насекомых и малое количество птиц.

Отсюда понятно, что гусеницы зимней пяденицы — не только нормально крылатых самцов, но и самок с их рудиментарными крыльями — сохраняют строение, типичное для гусеницы бабочек. В частности, развитие зачатков крыльев у гусениц обоих полов идет сходно, лишь несколько отличаясь количественно. Своеобразные, измененные условия, сравнительно с обычными, в которых живут другие виды пядениц, вызывают

у бабочек зимней пяденицы ряд регрессивных черт строения. У обоих полов, как показали исследования А. А. Махотина (1936, 1940), кишечник и ротовые органы сильно редуцированы, так как бабочкам в это время года нечем питаться. У крылатых самцов для облегчения веса их тела передняя часть кишечника превращается в своеобразный аэростатический аппарат, содержащий воздух. Крылья сохраняются у самцов, так как они ими пользуются во время поисков самок на стволах деревьев. Самкам же крылья не только не нужны как органы полета, но даже вредны, так как мешают ползанию по тонким разветвлениям (до листовых почек). При частых сильных осенних ветрах крылья мешали бы самкам откладывать яйца на концах веточек, вблизи листовых почек. Кроме того, сильная редукция крыльев у самок экономит энергетический и пластический материал, идущий на более интенсивное развитие яичников.

Таким образом, можно думать, что у самцов зимней пяденицы крылья сохраняются благодаря их функционированию, так как от их хорошего функционального состояния зависит отыскание самок и спаривание с ними; у самок же они превратились в рудименты вследствие неупражнения. Вероятно, в прошлой истории вида самки зимней пяденицы, обладавшие нормальными, как и самцы, крыльями, не пользовались ими, когда, усиленно цепляясь лапками за неровности коры, добирались до тонких веточек к листовым почкам; надо полагать, что они держали крылья пассивными, опущенными, чтобы не быть сброшенными ветром вниз. Прекращение пользования крыльями для полета привело к ослаблению нервной системы, мускулатуры и кровеносных сосудов крыльев, а затем и к их редукции. Усиление же функции ножек, ставших основными органами передвижения у самок, вызвало более мощное их развитие сравнительно с ножками самцов. В связи с этим, несмотря на значительную редукцию крыльев, грудь у самок развита сильно. Такие изменения в функционировании органов взрослых самок, очевидно, усиливавшиеся из поколения в поколение, отразились на ходе их онтогенетического развития. Развитие зачатков крыльев у гусениц самок идет нормальным путем вплоть до стадии куколки, во время которой происходит перестройка организации гусеницы в организацию взрослого насекомого. Наличие хорошо развитых зачатков крыльев у куколок самок обеспечивает формирование всех других органов груди, в том числе и сильное развитие ножек; лишь после их сформирования происходит резкая редукция крыла куколки, вследствие которой получаются рудиментарные крылья; сама же самка развивается в подвижное, активное насекомое.

У крупной чехлоноски, принадлежащей к семейству психид, у которых, как известно, имеются разные стадии редукции крыльев у самок различных родов и видов, самой продолжительной и активной фазой является стадия гусеницы. Гусеницы этой бабочки в условиях природы центральных областей РСФСР живут 2—3 года, нередко зимуют две зимы; борьбу за существование, распространение и освоение новых областей осуществляют гусеницы. Стадия куколки — короткая, длится всего недели две и протекает летом. Бабочки же — крылатые самцы и бескрылые, безногие, червеобразные самки — живут всего 2—3 дня, причем роль их сводится лишь к воспроизведению потомства. Самцы не питаются, их ротовые органы становятся рудиментарными, но хорошо развитые крылья обеспечивают быстрые, стремительные полеты в поисках самок, сидящих в своих чехликах. Самки не покидают не только чехликов гусениц, но даже и оболочек куколок. У некоторых видов чехлоносок самки выходят из своих чехликов, но остаются на них.

Таким образом, крылья, когда они были у самок, не функционировали, а у тех видов (как, например, изученная нами форма), которые не покидают чехликов, они и не могли функционировать, будучи прижатыми к телу бабочки узким чехликом. Отсюда понятны редукция крыльев

у самок вследствие их неупражнения и регресс многих органов при таком пассивном, сидячем образе жизни самок. Вместе с тем понятна выгода от этой редукции органов, которую получили самки. Развитие крыльев и связанных с ними органов груди, прежде всего мощной грудной мускулатуры, ножек, а также головы и сложных органов чувств, находящихся на голове, накопление организмом энергии, необходимой для полетов, требуют большого расхода энергетического материала, как это видно из хода развития крыльев самцов. У самок же выпадение функции крыльев как органа полета и вызванная этим редукция их и ряда других органов приводят к тому, что весь этот материал тратится в основном на формирование яиц, чем обеспечивается развитие из них более жизнеспособных гусениц, очень активных и подвижных сразу же после вылупления и потому способных вести весьма подвижный образ жизни.

Отсюда можно сделать вывод, что редукция крыльев и ряда других органов у самок крупной чехлоноски была вызвана их неупражнением, что и привело в итоге длительного исторического процесса к регрессивному изменению всей организации самки. Изменение состояния самок, прежде всего вследствие неупражнения крыльев, стало отражаться на развитии гусениц, у которых в итоге такого воздействия редукция зачатков крыльев начала появляться с первых возрастов, что привело к исчезновению крыльев к стадии куколки. В силу этого у куколки из-за отсутствия зачатков крыльев выпало развитие и других органов, связанных с крыльями,— органов, характерных для взрослых насекомых; произошла остановка в перестройке всех органов гусеницы в имагинальные, кроме яичников — единственного органа, напряженно функционирующего у самки. Так как весь жизненный цикл, все развитие самцов и самок крупной чехлоноски, в том числе и их гусениц, проходит в одинаковых природных условиях, надо думать, что изменения в ходе онтогенетического развития самок вызваны функциональными изменениями в состоянии взрослых самок, которые у них произошли в течение прошлой истории.

Следует остановиться еще на одном важном обобщении А. Н. Северцова — о биологической, прогрессивной эволюции вида (1939, стр. 271), которая, по его словам, выражается: 1) в численном увеличении количества особей данного вида, 2) в увеличении ареала его распространения и 3) в распадении на подчиненные систематические группы. Первые два положения, бесспорно, верны, но правильность третьего приходится оспаривать. Так, биологически преуспевающий вид, о котором мы говорили выше,— зимняя пяденица, действительно, является массовой формой, занимающей огромный ареал распространения — практически всю Евразию; однако этот вид не проявляет никаких признаков распадения на подчиненные систематические группы — напротив, это хорошо выраженный вид, легко отличимый от других.

Хорошим также примером биологически преуспевающего вида является клоп — вредная черепашка, объект наших многолетних исследований (1947). Это также массовый вид, с широким ареалом распространения, захватывающим юго-восток Европейской части нашего Союза, среднеазиатские республики, Казахстан и ряд зарубежных стран Ближнего и Среднего Востока (Иран, Турция, Сирия, Ирак, Палестина). Однако у вредной черепашки, несмотря на то, что она отлично приспосабливается к различным условиям перечисленных стран Европы и Азии, мы не находим никакого распадения на подчиненные систематические категории — это один вид. Другие, близкие виды рода Eurygaster — E. dilaticollis, E. sodalis — являются редкими формами.

Можно привести много примеров видовой устойчивости вредных насекомых, обладающих периодической массовой численностью и широким ареалом распространения. Но и многие обычные виды с очень широким

ареалом распространения, не являющиеся вредителями сельского или лесного хозяйства — вопреки А. Н. Северцову — также обладают видовой устойчивостью. Таким примером (а их привести можно много) может послужить муравей Lasius fuliginosus. По словам К. В. Арнольди, этот резко теплолюбивый, средиземноморского типа вид смог распространиться на большой территории умеренной зоны Евразии и стать там обычным видом благодаря способности строить «картонные» гнезда, т. е. гнезда из нагрызенных частиц дерева и частиц земли, пропитанных слюной, в которых держится высокая температура.

Таким образом видно, что утверждение А. Н. Северцова о распадении биологически прогрессивных видов на подчиненные систематические группы не подтверждается данными, взятыми из природы, т. е. это не является обязательным показателем биологического прогресса вида.

Однако в историческом аспекте положение А. Н. Северцова может оказаться верным, так как прогрессивно развивающиеся группы животных действительно содержат большое количество видов. Так, саранчовые (Махотин, 1953) имеют 4500 видов и более 1000 родов и распространены по всему миру. Среди них азиатская саранча, итальянский прус, пустынная саранча и ряд других являются крупнейшими вредителями сельскохозяйственных и технических культур; эти виды периодически дают исключительное нарастание численности. По мнению А. А. Махотина, биологическое процветание саранчовых объясняется теми изменениями в поведении, строении и в отношениях со средой, которые произошли у этих насекомых во время их исторического развития. Эти изменения состояли прежде всего в нарастании единовременности созревания половых продуктов, в образовании кубышек, в изменении строения внутренних и наружных половых органов, в развитии стадности, усилении органов полета, в развитии миграции и т. д. Все это способствовало распространению саранчовых по очень широкому пространству земли и освоению ими различных условий жизни, что и привело к усилению видообразования, к развитию большого числа родов и видов из примитивной, первоначально малочисленной, исходной родоначальной группы.

Такой ход мыслей вполне логичен — он опирается и на данные палеонтологии, говорящие об увеличении численности, о расширении ареала распространения и о нарастании разнообразия форм у многих прогрессивно развивавшихся групп животных: копытных, насекомоядных, грызунов, разных классов иглокожих, разных отрядов насекомых и др.

Все это свидетельствует о том, что третий критерий биологического прогресса вида по А. Н. Северцову является лишь возможным, но не обязательным и не бесспорным.

## Современные задачи морфологии животных

Установление А. Н. Северцовым ряда объективных закономерностей морфологии позвоночных животных, подтверждающих теорию эволюции Дарвина, и его призывы к разработке закономерностей эволюционного процесса в области экологии, физиологии, гистологии нашли отклики у советских ботаников, зоологов — специалистов в области морфологии беспозвоночных животных, экологов, физиологов, палеонтологов.

Однако в свете сессии ВАСХНИЛ 1948 г. ясно, что в биологии, в том числе и в морфологии животных, несмотря на известные достижения в разработке материалистических основ эволюции, коренная перестройка на основе философии марксизма-ленинизма еще не проведена. Выполнение задач, поставленных XIX съездом КПСС перед советскими учеными, в том числе и перед биологами,— занять первое место в мировой науке и быть действительными участниками строительства коммунизма,— требует скорейшей перестройки всех биологических наук на основе диалектического материализма.

Прежде чем перейти к вопросу о положении и задачах современной морфологии животных, напомню, что при общности всех дисциплин морфологии животных, наличии у них общей цели — разработки теории развития животных на основе ленинско-сталинской концепции развития, эти дисциплины имеют каждая свою специфику и свои более частные задачи.

Можно напомнить, что предметом систематики животных являются вид и другие систематические категории в их диалектическом развитии. Систематика должна дать рациональную систему, опирающуюся на родство и происхождение животных. Для этого она, помимо своего материала и методики, отчасти уже использует, а в дальнейшем в еще большей мере должна использовать и синтезировать данные всех других морфологических дисциплин по современным и ископаемым животным, а также данные экологии и физиологии. Из отличия систематики, имеющей дело с комплексом организмов, с их популяциями, от цитологии и гистологии, изучающих части организма, и от морфологии, изучающей организм как целое, вытекает другая важная задача систематики — участие в разработке проблемы развития, изучение сложения и реконструкции фаун со всеми более частными, связанными с ней, проблемами.

Предметом морфологии животных являются форма и строение животного организма как целого в диалектическом развитии, причем поскольку организм изучается от зиготы до смерти животного, в морфологии широко применяются цитологические и гистологические методы. Изучение же организма в неразрывной связи с условиями жизни, естественно, требует от морфологов применения также методов экологии и физиологии. Основными частями морфологии животных, изучающей развитие формы животного в широком смысле этого слова, являются анатомия и эмбриология.

Достижения в области морфологии животных (сравнительной анатомии и эмбриологии) у нас и за рубежом значительны. Мы довольно хорошо знаем все типы животных, их родственные отношения, основные пути их эволюции и филогении. Это то, что достигнуто в основном путем изучения строения и развития современных и ископаемых животных, отчасти их экологии и физиологии, на базе теории Дарвина. Прогрессивные зарубежные зоологи разрабатывали морфологию животных на основе естественно-исторического материализма. Однако некоторая часть зарубежных исследователей придерживается антинаучных, виталистических, имманентных принципов аутогенеза. Но и прогрессивные зарубежные зоологи допускают крупные ошибки в своих выводах; находясь под сильным влиянием вейсманизма-морганизма, они не в состоянии вскрыть объективной сущности взаимоотношений между организмом и условиями жизни.

У нас в Советское время проведены многочисленные исследования по простейшим животным, паразитическим, плоским и круглым червям, по разным классам высших кольчатых червей, по моллюскам, иглокожим, членистоногим (в том числе по клещам), различным отрядам насекомых, включая патогенные формы и вредителей сельского хозяйства; в разной степени исследованиями охвачены и все классы позвоночных животных.

Влияние философии марксизма-ленинизма проявилось в том, что в работах советских зоологов-морфологов нет идеалистических теорий и взглядов. Однако многие из исследователей, считая себя научными материалистами, не были таковыми последовательно, до конца, отчего оказались до некоторой степени в плену вейсманизма-морганизма. Августовская сессия ВАСХНИЛ была необходима не только для того, чтобы освободиться от вредного влияния вейсманизма, но даже для того, чтобы осознать наличие этого влияния. Необходимо применять методы мичуринской биологии и перейти от изучения животных преимущественно на фиксированном, т. е. мертвом, материале, к изучению живого, функционирующего организма и подойти к управлению его развитием. Между

тем многие положения и обобщения в области морфологии животных, имеющие широкое хождение и по сие время, были установлены в период изучения животных в основном на мертвом, фиксированном материале анатомо-гистологическими приемами. Необходимо органически сочетать детальное изучение живого, функционирующего животного в неразрывном единстве его с условиями жизни с тонким анатомо-гистологическим и физиологическим анализом. Такое комплексное изучение разных представителей одного и того же класса, разных классов одного типа и разных типов на всех этапах их индивидуального развития даст возможность, отбросив устаревшее, неверное, отобрав из старого ценное, создать новую морфологию животных, построенную на основе диалектического материализма. Только идя таким путем, можно раскрыть глубинные процессы развития.

Сказанное в значительной степени относится к руководствам и учебникам зоологии, в которых, несмотря на то, что скоро исполнится 100 лет со дня опубликования теории эволюции Дарвина, несмотря на то, что мы уже 37 лет работаем в условиях социализма, нет диалектики в изложении. Изложение в учебниках и руководствах носит статический характер, тогда как мы должны в них давать картину животного мира в развитии. Это говорит о том, что мы далеки еще от понимания диалектического развития животного мира.

Перед советской морфологией животных (сравнительной анатомией и эмбриологией) стоит задача изучения формы и строения животного организма в их диалектическом развитии, исходя из мичуринско-павловского положения о неразрывности организма и условий его жизни, с целью коренной переработки основных положений и обобщений сравнительной анатомии и эмбриологии животных и установления теоретических основ народного хозяйства и здравоохранения.

Конкретизируя эту задачу, можно указать следующие более частные задачи морфологии животных:

1. Установление изменений формы, строения и развития организма, возникающих под влиянием условий жизни на поведение, форму, строение, развитие, физиологию и наследование приобретенных свойств, путем комплексного изучения животных экологическим, морфологическим и физиологическим методами. В итоге таких исследований, проведенных на представителях разных классов всех типов животных, морфологами будут вскрыты закономерности формы и строения животных в их развитии и получен материал для разрешения общей задачи зоологии — разработки теории развития организмов. Вместе с тем на основании этих работ должны быть пересмотрены и переработаны прежние и разработаны новые положения морфологии животных, такие понятия, как тип строения, гомология, параллельное и конвергентное развитие, закономерные связи между индивидуальным и историческим развитием и основные положения эмбриологии.

2. Установление закономерностей эволюции вида как некоторого этапа исторического развития и выяснение родственных отношений между разными группами животных для построения филогении животных на основе диалектической концепции развития, с использованием данных всех областей зоологии, палеонтологии, экологии, биохимии и физиологии.

3. Установление закономерностей жизненности и плодовитости организмов на примере простейших, паразитических червей, вредных и полезных насекомых, клещей, рыб, птиц и млекопитающих (домашних и диких) путем комплексного изучения организма данного вида экологическим, морфологическим и физиологическим методами на основе мичуринско-павловского положения о неразрывности организма и условий его жизни. Вскрытие закономерностей, лежащих в основе жизненности и плодовитости организма и его видовой специфики, даст теоретические обоснования рациональных основ рыбного, пушного, птице- и животно-

водческого хозяйств, позволит дать методы прогнозов численности вредных насекомых, патогенных членистоногих и разработать теоретические основы мер борьбы, особенно химических, с паразитами человека и животных, с насекомыми — вредителями сельского и лесного хозяйства.

Комплексные изучения животных организмов в их неразрывной связи с условиями жизни позволят раскрыть процессы развития животных. Проводя такую разработку вопросов морфологии животных, в единстве теории и практики с учетом запросов народной жизни, советские зоологи смогут выполнить свою задачу — установить законы развития животного мира.

## Литература


Махотин А. А., 1936. К явлениям редукции в морфологии imagines зимней пяденицы, ДАН СССР, т. II (XI), № 9 (95).— 1940. Регрессивные черты в строении самок пяденицы-обдирало и зимней пяденицы, там же, т. XXVIII, № 4.— 1953. Филогенетические взаимоотношения основных групп прыгающих прямокрылых и морфология их яйцеклада, Тр. ИМЖ АН СССР, вып. 8.

Северцов А. Н., 1939. Морфологические закономерности эволюционного процесса, Изд-во АН СССР.— 1945—1950. Собр. соч., т. I—V, Изд-во АН СССР.

Федотов Д. М., 1924. К биологии и превращению Gorgonocephalus, Работы Мурманск. биол. станции, т. 1,— 1926. Морфология Euryalae, Zschr. wiss. Zool., Bd. 127.— 1936. О позднем постэмбриональном развитии зимней пяденицы (Operophthera brumata L.), ДАН СССР, т. IV (XIII), № 5 (109).— 1936а. Морфологические закономерности эволюции в применении к беспозвоночным, Изв. биол. отд. АН СССР.— 1939. О регрессивных явлениях у некоторых крупных форм чехлоносок, ДАН СССР, т. XXIV, № 6.— 1939а. Рецензия «Fortschritte der Paläontologie». Палеонтол. обозр., т. 1.— 1940. Явления редукции органов в онтогенезе зимней пяденицы Operophthera brumata L., Сб. памяти А. Н. Северцова, т. II, ч. 1.— 1940а. Современное состояние проблемы редукции органов, Усп. совр. биол., т. XIII, вып. 2.— 1945. Эволюционное значение регрессивных изменений онтогенеза, Бюлл. МОИП, т. 49, № 3—4,— 1946. Постэмбриональное развитие у чехлоноски, Pachytelia unicolor Hüfn. (Lepidoptera, Psychidae), Изв. биол. отд. АН СССР, № 4.— 1947 (ред.). Вредная черепашка, т. I, II, Изд-во АН СССР.

Шимкевич В. М., 1925. Биологические основы зоологии, т. II.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIV 1955 ВЫП. 1

## *КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ*

# СПОСОБ ПРИГОТОВЛЕНИЯ МИКРОСКОПИЧЕСКИХ ПРЕПАРАТОВ TRICHODINA ИЗ ФИКСИРОВАННЫХ РЫБ

А. Х. АХМЕРОВ и Е. А. БОГДАНОВА

Лаборатория болезней рыб ВНИОРХ

Ихтиопатологам в своей практике, при обработке фиксированных рыб, часто приходится встречаться с Trichodina. Ввиду того, что до сего времени не рекомендовано ни одного метода сбора и обработки триходин с фиксированного ихтиологического материала, триходины, обнаруживаемые на фиксированных рыбах, обычно не собираются и не определяются до вида. Таким образом, для исследователей пропадает интересный и разнообразный материал с фиксированных рыб. В. А. Догель (1940, 1948) показал, что существует очень много видов триходин и ввиду того, что некоторые из них являются патогенными для рыб, изучение их имеет немаловажное практическое и теоретическое значение.

Нами разработан простой метод сбора, окраски и приготовления постоянных микроскопических препаратов из триходин с фиксированных рыб. Метод этот заключается в следующем.

Необходимо иметь тонко оттянутые капиллярные пипетки разного диаметра; для работы такими пипетками нужна некоторая тренировка, заключающаяся в быстром отборе триходин под малым увеличением микроскопа из слизи и соскоба с жабер. При этом нужно научиться вбирать пипеткою как можно меньше постороннего материала и не затягивать его глубоко в пипетку. Для очищения пипетки от жира и слизи нужно иметь неглубокую склянку с крепким раствором щелочи, куда опускать пипетку по мере загрязнения ее стенок жиром. К грязным стенкам пипетки прилипают нужные объекты и таким образом теряются. Только после приобретения необходимого навыка обращения с капиллярными пипетками можно приступать к сбору триходин и других мелких объектов с фиксированных (и свежих) рыб. Такими пипетками можно собирать из соскобов с тела или жабер рыб триходин, хилоденелл, моногенетических трематод и тому подобные мелкие объекты.

Приступая к сбору триходин, в пипетку нужно предварительно вобрать несколько капель рабочего раствора формалина или воды, чтобы не мешал воздух в пипетке. В случае обнаруживания триходин в соскобах жабер или с поверхности тела нужно соскоб разделить на несколько небольших порций, каждую порцию разбавить несколькими каплями воды и распределить на предметном стекле по всей его длине. Это делается для того, чтобы рассредоточить материал и облегчить нахождение нужных объектов. Выборка нужного мелкого материала производится или под лупой, или под микроскопом при окуляре 7—10 и объективе 8, без покровного стекла.

Для приготовления микроскопического препарата нужно приготовить чистое, ровное, тонкое, пригодное для иммерсии покровное стекло, на

которое укладывать поодиночке капиллярной пипеткой обнаруженных триходин рядами по 4—5 шт. в каждом так, чтобы на одно покровное стекло поместить 20—25 триходин. На стеклышке триходины помещаются в маленьких капельках той жидкости, которой разбавлен соскоб (лучше всего употреблять 4%-ный раствор формалина). После того как триходины будут размещены по покровному стеклу, нужно слегка подсушить стекло, чтобы раствор формалина испарился и триходины пристали к стеклу. Подогревать и пересушивать стекло не следует, так как это вызовет деформацию триходин, что затруднит определение их. Для того чтобы триходины закрепились на стекле, им достаточно побыть на воздухе 15—20 мин. после того, как испарится влага вокруг них. Покровное стекло с прилипшими триходинами опускают в краситель, проводят через спирты и заключают в канадский бальзам, как обычно.

На приготовленных таким способом препаратах триходины хорошо сохраняют свою морфологическую структуру и признаки, позволяющие определить их видовую принадлежность. После того как препарат будет готов, для облегчения нахождения триходин нужно на обратной поверхности предметного стекла обвести при помощи туши тонким кружком каждую триходину.

Предлагаемый нами способ сохраняет для исследователей всех триходин, обнаруживаемых на фиксированных рыбах, и освобождает от необходимости пользоваться раствором сулемы для фиксирования по Шаудинну.

### Литература

Догель В. А., 1940. К вопросу о систематике рода Trichodina, Тр. Ленингр. об-ва естествоиспыт., т. 68.— 1948. Паразитические простейшие рыб залива Петра Великого, Изв. ВНИОРХ, т. XXVII.

## НОВЫЕ ДАННЫЕ ПО РАСПРОСТРАНЕНИЮ КРАСНОЙ ПОЛЕВКИ И ЛЕСНОГО ЛЕММИНГА В ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ СССР

**П. Б. ЮРГЕНСОН**

**Главное управление по заповедникам и охотничьему хозяйству Министерства сельского хозяйства СССР**

За последние годы широко проводимые в государственных заповедниках исследования по мелким млекопитающим (экологические исследования, ежегодные учеты численности и т. п.) позволили попутно выявить ряд новых и весьма интересных данных по географическому распространению отдельных видов.

Так, в бывш. Центрально-Лесном заповеднике (Великолукская область, 32°39′ — 33°02′ в. д. и 56°26′ — 56°39′ с. ш.) 18 октября 1948 г. препаратор П. Иванов добыл лесного лемминга (Myopus schisticolor Lill.). Зверек был добыт на окраине лесного массива, на рубеже перестойного ельника-черничника и лиственного молодняка, переходящего в колхозные поля.

Лесной лемминг оказался в очень пестром окружении. На 100 ловушкосуток здесь было добыто: 1) рыжая полевка — 14,1; 2) красная полевка — 0,4; 3) лесной лемминг — 0,05; 4) обыкновенная полевка — 0,4; 5) пашенная полевка — 0,05; 6) обыкновенная землеройка — 0,6; 7) желтогорлая мышь — 0,3; 8) ласка — 0,1.

Ближайшие географически и по времени находки лесного лемминга были осуществлены в моховом болоте «Большой Невий мох» (58° с. ш. и 31°42′ в. д.), несколько восточнее оз. Ильмень и к северу от станции

Беглово железнодорожной линии Старая Русса — Бологое (добыт И. М. Громовым; Огнев, 1948), а также в окрестностях станции Поназырево Северной железной дороги, Костромской области (Формозов, 1936, 1948).

Новая находка лесного леммминга отодвинула границу его ареала к югу от оз. Ильмень более чем на 100 км, на водораздел Волги (р. Жукопа) и Западной Двины (истоки р. Межи). Она также показала, что в пределах лесной зоны Европейской части СССР лесной леммминг расселен очень широко, проникая в полосу елово-широколиственных лесов; однако всюду он встречается редко и спорадично.

Оказалось, что в бывш. Центрально-Лесном заповеднике красные сибирские полевки (Clethrionomys rutilus Pall.) не составляют особой редкости. До наших исследований они были известны для окрестностей оз. Охват, в 25—30 км к северу, где составляли около 1% в уловах, а также для Бежецкого района Калининской области и окрестностей г. Ржева (Строганов, 1936).

Красная полевка была встречена во всех четырех обследованных нами типах елового леса: 1) приручьевой ельник — 0,8 (на 100 ловушкосуток); 2) ельник-черничник — 0,4; 3) ельник-кисличник — 0,4; 4) сложный ельник — 0,1. В уловах она в среднем составляла 4%.

Таким образом, юго-западную границу для этого вида можно провести от истоков р. Межи на г. Ржев. Можно только пожалеть в связи с этим, что остается непроверенным интересное указание Нестерова и Никсо-Никочно (1952) о встречаемости красной полевки в лесах Щелковского лесничества близ Москвы.

В 1951 и 1952 гг. красная полевка была неоднократно добыта в Мордовском заповеднике лаборантом Ивановской (Темниковский район Мордовской АССР). Осенью 1952 г. в липняковом бору были выловлены 1,4 красной полевки, а в черничном бору — 0,6 (на 100 ловушкосуток), что составило в среднем 4% от суммарного улова. Всего было добыто в 1951—1952 гг. 15 экз. красной полевки. Е. М. Снегиревской красная полевка была найдена в бывш. Куйбышевском заповеднике (Жигули). На основании этого можно полагать, что вид был распространен во всех значительных массивах хвойных лесов вплоть до южного их предела.

А. Н. Формозов (1948) показал, что под влиянием хозяйственной деятельности человека красная полевка, даже в северных лесах, вытесняется экологически более гибким видом — рыжей полевкой, дольше всего удерживаясь в сосновых борах.

### Литература

Огнев С. И., 1948. Звери СССР, т. 7, М.— Л.

Пидопличко И. Г., 1951. О ледниковом периоде, вып. 2.

Строганов С. И., 1936. Фауна млекопитающих Валдайской возвышенности, Зоол журн., т. XV, вып. 3.

Формозов А. Н., 1936. Заметки о лесных полевках северной части Горьковского края, Сб. Н.-исс. ин-та зоол. МГУ, № 3. Биомедгиз — 1948. Материалы по грызунам, изд. МОИП.

# РЕЦЕНЗИИ

**ТРУДЫ НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКОГО ИНСТИТУТА ПРУДОВОГО И ОЗЕРНО-РЕЧНОГО РЫБНОГО ХОЗЯЙСТВА УССР, № 9, Киев, 1953. 122 стр.**

Среди довольно большой литературы, изданной за последние годы по вопросам прудового рыбоводства, преобладают книги и брошюры, носящие в основном компилятивный характер. Несомненный интерес поэтому представляет выход из печати очередного тома «Трудов» Института рыбного хозяйства УССР, включающего шесть работ по наиболее актуальным вопросам прудового карпового хозяйства. Три первые статьи содержат материалы по интенсификации выращивания карпа, остальные работы посвящены изучению паразитарных заболеваний.

В. С. Просяный в сводной статье «Пути развития комплексной интенсификации прудового хозяйства Министерства рыбной промышленности УССР» подводит итоги применения интенсификации в рыбхозах Украины в 1949, 1950 и 1951 гг. В начале статьи правильно намечены основные направления интенсификации: увеличение запасов естественной пищи в прудах путем мелиорации и удобрения, лучшее использование пищевых ресурсов с помощью племенной работы, смешанной возрастной посадки и выращивания «дополнительных» рыб и, наконец, введение в пруд кормов извне. Автор указывает, что благодаря интенсификации рыбопродуктивность прудов Украины повысилась в 1951 г. (по сравнению с 1949 г.) на 64%; на площади в 4735 га достигнута средняя продуктивность в 398 кг/га, а в отдельных случаях продукция достигала 2000 кг/га и более.

В разделе, посвященном мелиорации прудов, автор подчеркивает необходимость борьбы с заболачиванием и зарастанием прудов, указывая, что «окультуренность рыбоводных прудов является основным звеном в борьбе за высокую их производительность». Удобрение и кормление в заболоченных прудах не дают положительного результата. К сожалению, сравнение эффективности удобрения и кормления в мелиорированных и немелиорированных прудах проведено автором недостаточно убедительно. Для расчета во всех случаях (для всех прудов) взят один и тот же кормовой коэффициент (5), затем делается вывод о плохих результатах кормления в заболоченных прудах. Автор забывает, что его задачей было именно определение того, насколько увеличивается кормовой коэффициент в запущенных прудах, и что этот коэффициент не может быть одинаковым в разных по степени заболоченности прудах. Неверная предпосылка делает ошибочным и весь дальнейший расчет естественной и кормовой продуктивности.

Основным мелиоративным мероприятием автор считает летование прудов, но работы, проводимые на летующих прудах, рассматриваются, к сожалению, очень бегло.

В разделе, посвященном удобрению, снова применяется тот же ошибочный метод расчета продуктивности. Очень интересны данные о резком повышении естественной продуктивности рыбхоза Бабин (в 1951 г. — до 1270 кг/га). Эти цифры в связи с неверным расчетом требуют уточнения и, может быть, несколько преувеличены; однако достижение исключительно высокой продуктивности (порядка 600—800 кг/га) остается бесспорным.

Можно полностью согласиться с автором, когда он предупреждает, что смешанное возрастное выращивание должно проводиться только в оздоровленных хозяйствах. Не вызывают сомнения и данные по посадкам «добавочных» рыб — только величины добавочной рыбопродукции нам кажутся заниженными для ряда объектов, в частности для карася и судака.

В разделе, излагающем материалы по выростным прудам, есть несколько спорных положений (целесообразность разведения инфузорий, чрезвычайно высокая естественная продуктивность некоторых прудов — до 1400 кг/га — и некоторые другие). Мало освещены вопросы кормления сеголетков. Большой интерес представляют материалы по крупным русловым прудам. К сожалению, снова повторяется та же ошибка в расчетах продуктивности, так как кормовой коэффициент принимается равным 5 для всех прудов, независимо от их качества. Не указаны и площади отдельных прудов.

Статья А. А. Хомчука «Экономическая эффективность летования рыбоводных прудов» представляет собою попытку сопоставления положительных и отрицательных сто-

рон периодического летования. К статье приложены инструктивные указания по проведению летования.

Экономические выкладки автора наглядно показывают, что правильно проведенное летование — с использованием летующих прудов под посевы сельскохозяйственных культур — не только не снижает валовой выход рыбопродукции, но и увеличивает доходность карпового хозяйства. Вычисления, проведенные автором, не всегда верны: проверка показывает, что выход продукции им подсчитан неправильно и на самом деле будет даже больше, чем приведенный в статье (для хозяйства с площадью прудов в 100 га — не 914 ц, а свыше 1100 ц по нагульным прудам).

Известное сомнение вызывают и принятые автором нормы повышения продуктивности в результате летования — в 1-й год — на 75%, во 2-й год — 70%, на 3-м году — 60%, на 4-м — 30%. При наличии планомерного удобрения прудов и при хорошем состоянии почв летование, вероятно, будет давать меньший эффект. Не вполне ясна таблица себестоимости продукции — остается непонятным, включена ли себестоимость сельскохозяйственных продуктов в себестоимость рыбопродукции и почему при летовании себестоимость снижается на 12%, тогда как урожайность увеличивается всего на 2%, а расходы в целом значительно возрастают.

Инструктивные указания по проведению летования составлены хорошо и окажутся весьма полезными для карповодов, особенно в южной и средней полосе СССР.

В большой статье Г. И. Шпета под названием «Экология питания карпа в связи с разработкой рациональных методов кормления» содержатся материалы по кормлению карпов обычными видами искусственно приготовляемых растительных кормов. Все опыты проведены автором в бассейнах Киевского экспериментального рыбопитомника.

Автор, излагая результаты большого числа опытов, приходит к очень важным практическим выводам, а именно:

1. С увеличением в пище карпа удельного веса искусственного корма относительное количество поедаемого рыбой корма уменьшается, снижается суточный рацион. Снижение наблюдается, следовательно, при увеличении плотности посадки рыб в пруд, но, кроме того, определяется и возрастом рыб (крупные рыбы поедают относительно меньшее количество корма). Эта закономерность заставляет добиваться особенно большого подъема естественной продуктивности в прудах с плотной посадкой рыб. Доля естественных кормов в питании должна оставаться достаточно высокой.

2. Поедание корма резко падает при снижении температуры (с 24—29° до 16—17° — в два-три раза) и при кислородном дефиците.

3. Кормовой коэффициент возрастает (кормление становится менее эффективным) при увеличении в рационе доли искусственных кормов, снижении температуры и уменьшении количества растворенного в воде кислорода.

В противоречии с этими выводами находится утверждение автора, что «мы можем и должны все более повышать плотность посадки карпа, не ставя себе предела» (стр. 50). Беспредельное увеличение плотности приведет к такому снижению доли естественных кормов в пище карпа, что кормление станет невыгодным и рост рыб будет замедленным,— это следует из данных самого автора. Кроме того, высокая плотность будет способствовать распространению инфекций и заражению карпов паразитами. Допустимой плотностью посадки является, повидимому, такая, при которой не менее 15—20% потребляемого карпами ко́рма будут составлять естественные корма́.

Как и статья А. А. Хомчука, статья Г. И. Шпета имеет большое значение для карповодства. Опыты, поставленные автором, помогают понять многие слабо разработанные вопросы усвоения кормов, помогут они и выработке рациональной техники кормления. Хотелось бы только, чтобы фактический материал (опытные данные) был изложен в более ясной, доступной для любого рыбовода форме. Необходимо также указать, что величины, приводимые автором для рациона в сводных таблицах, дают только общее представление о нем и не должны рассматриваться как абсолютные — они являются лишь первым приближением к действительным рационам.

В статье И. В. Киселева и В. К. Ивлиевой «Некоторые данные о биологии карпоеда и меры борьбы с ним в условиях прудового хозяйства» приведены интересные экспериментальные данные по биологии этого весьма опасного в прудовых условиях паразита. Авторами установлено, что при температуре ниже 14° развитие яиц прекращается; особенно быстро протекает развитие при 25—28°. Эти данные объясняют тот факт, что в северной зоне карповодства карпоед либо вообще не встречается, либо встречается крайне редко. Установлено, что отсутствие света задерживает его эмбриональное развитие. Не менее интересны и другие данные по биологии паразита. Авторы приводят ряд новых способов борьбы с карпоедом. Так, весьма оригинальной является установка щитков-уловителей, на которые паразиты откладывают икру. Заслуживает внимания применение отстойников для борьбы с карпоедом, хотя вряд ли так легко обеспечить отсутствие сорной рыбы в таком отстойнике. Совершенно правильно указание авторов на то, что поддержание хорошего кислородного режима ограничивает численность паразита. Учитывая, что в литературе о паразитах рыб сведения по их биологии крайне скудны, мы должны отметить большую ценность изложенного в статье материала.

Из мелких недостатков укажем на некоторые неясности в изложении. Так, на стр. 70 указывается, что спаривающихся особей чаще всего можно встретить на рыбе, а двумя строчками ниже — что во время спаривания самец на рыбе не паразитирует.

Авторы недостаточно использовали литературные данные, в частности данные, приведенные в книге Шеперклауса (1941).

В статье покойного А. И. Пасовского «Аммиак как средство борьбы с дактилогирозом карпа» устанавливается действие раствора аммиака на дактилогирусов карпа. Автор приходит к выводу, что 0,1%-ные аммиачные ванны с экспозицией в 0,5 мин. при температуре ванны в 19—27° освобождают мальков карпа от D. vastator и D. anchoratus, а 0,2%-ные ванны с экспозицией в 1 мин. при 10° полностью убивают наиболее устойчивого жаберного сосальщика карпа — D. solidus. Результаты опытов А. И. Пасовского нуждаются в проверке на других возрастных группах карпа, особенно на производителях, после чего они могут быть рекомендованы для внедрения в практику рыбоводов. Однако нужно помнить, что аммиак, как весьма летучее и сильно действующее вещество, требует исключительной аккуратности в обращении с ним. Следует отметить также, что повышение температуры раствора резко усиливает токсичность аммиака. Следовательно, необходим специальный контроль за температурой.

В. М. Ивасик в статье «Паразиты карпа в рыбхозах западных областей УССР и болезни, ими вызываемые» приводит весьма обширные материалы по паразитофауне карпа. Исследовав около 6000 карпов разных возрастов почти всех хозяйств западных областей УССР, автор дает достаточно полную картину эпизоотического состояния этих хозяйств. Всего им указывается 36 животных и четыре растительных паразита карпа — цифра исключительно большая, если учесть, что для других зон карповодства в настоящее время известно 20—25 паразитов. Ряд видов для карпа из хозяйств СССР указывается впервые. Автор приводит интересные данные о патогенном влиянии паразитов на карпа, о влиянии отдельных паразитов на рыбопродуктивность прудов. К сожалению, автор, говоря о влиянии тех или иных паразитов на упитанность рыб, ограничивается лишь констатацией такого влияния, не приводя фактического материала. К недостаткам статьи следует отнести малую оригинальность заключительного раздела о способах борьбы с паразитами, а также некоторую шероховатость стиля.

Все три статьи о паразитах карпа и мерах борьбы с ними содержат интересный, вполне оригинальный и свежий материал и являются ценным вкладом в ихтиопатологию. Весь сборник в целом сыграет положительную роль в развитии советского карповодства.

*В. С. Кирпичников* и *О. С. Бауер*

---

**ЗАМЕТКИ ПО ФАУНЕ И ФЛОРЕ СИБИРИ**, вып. 17, Томский государственный университет и Томское отделение Московского общества испытателей природы, Томск, 1953, печ. л. 6,5, тираж 500, цена 8 руб.

Изучение природы Сибири в годы Советской власти делает все более крупные успехи. Для большей части групп животных выявлен их видовой состав. Все больше накапливается данных о распространении видов и об образе их жизни. Усиленно разрабатывается вопрос о хозяйственном значении животных. Нельзя не отметить, что значительно шагнуло вперед и выявление систематического положения сибирских форм не только высших, но и низших групп; это огромное достижение, хотя и далекое от окончания. Один за другим появляются в печати капитальные труды по зоологии, в которых должное место занимают сибирские материалы. Все это стало возможным благодаря тому, что сейчас зоологические и вообще природоведческие исследования ведутся не силами отдельных энтузиастов в крупных центрах, как в дореволюционной Сибири, а повсюду. В них принимают участие широкие круги интеллигенции городов и сел, привлекающие на помощь массу учащихся и взрослых любителей природы, особенно охотников.

Большой помехой на пути массовых натуралистических исследований является значительная трудность издания научных данных этого рода. Составление обширных монографий — дело немногих специалистов-ученых. Крайне важно указать путь в научную литературу рядовому краеведу, обеспечить ему возможность опубликования тех мелких заметок, которые возникают из материалов, собираемых им, как говорится, «без отрыва от производства». Все такие заметки интересны, а многие уникальны и незаменимы, ибо есть не мало явлений, не могущих не ускользнуть от внимания единичных специалистов. Не будучи своевременно опубликованными, эти драгоценные мелочи, как правило, погибают для науки.

Трудности издания — важная помеха на пути широкого объединения натуралистов-краеведов, одна из причин того, что эта работа не стоит у нас на высоте, какой требует страна, вступившая в полосу мощного и разностороннего развития сельского хозяйства, освоения целинных земель, на путь всемерного использования источников сырья и пищевых продуктов, многие из которых исходят из дикой живой природы. Сибирь так велика, ее животный и растительный мир так разнообразен, что еще много

труда надо потратить на даже первоначальное его изучение. Основным залогом успеха в работе будет вовлечение в нее масс, привлечение повсеместно большого числа активных участников. С этой целью научные учреждения должны создавать печатные органы, предназначенные для сбора мелких и мельчайших научных исследований, накопления разрозненных, но драгоценных фактов, из которых потом будут строиться капитальные труды наших знаменитых ученых. Роль таких изданий велика и почетна, и при этом — что очень важно — они принесут огромную экономию. Привлекая наблюдения с мест, собирая факты, добытые в порядке личной любознательности, они сэкономят огромные средства, которые потребовались бы для организации специальных исследований силами специалистов с обязательным выездом их на места, особенно в удаленные уголки Сибири.

Старейшее в Сибири высшее учебное заведение — Томский государственный университет,— поддерживая свои славные традиции, идет впереди всех сибирских научных учреждений по размаху издательской деятельности. Среди многих его публикаций обращают на себя внимание скромные книжечки «Заметок по фауне и флоре Сибири», издаваемые в творческом содружестве с Томским отделением одного из старейших научных обществ страны — Московского общества испытателей природы.

Перед нами 17-й выпуск заметок, посвященный в основном зоологии. Его содержание кажется пестрым, но внимательное ознакомление с ним убеждает нас в том, что эта пестрота вполне оправданна. Она как раз соответствует разнообразию трудов сибирских натуралистов, отвечает их запросам и нуждам в самом широком плане.

Сборник содержит 15 работ и открывается содержательной статьей И. П. Лаптева «Млекопитающие Александровского района Томской области». Работа богата существенными материалами, но автор ее пренебрег, к сожалению, многими литературными источниками, которые были бы необходимы; для примера укажем труды С. Швецова (1888), А. И. Аникина (1902), А. А. Дунина-Горкавича (1904), С. Чугунова (1915) и ряд современных. В результате по ряду видов сведения получились неполными. Это можно сказать относительно соболя, куницы, песца, северного оленя и др. Нельзя также согласиться с мнением автора, будто «условия обитания норки в районе вполне благоприятны и выпуск ее возможен во всех речных бассейнах» (стр. 8). Это ошибка. Насколько можно судить, выпуск этого хищника на Оби явно неудачен.

Интересна статья И. П. Лаптева и С. Д. Титовой о заходе лосей в черту г. Томска — она служит показателем крупного роста наших охотничьих богатств.

Три заметки посвящены рыбам; весьма обстоятельные данные о лине на Алтае приводят В. В. Кафанов и М. К. Монин.

Из шести заметок, относящихся к фауне беспозвоночных, нельзя не обратить внимания на статью Б. Ф. Белышева «К фауне стрекоз Алтая». До сих пор наши данные по изучению этого отряда насекомых в Сибири были особенно скудны, и работа очень своевременна. Выделяется и работа Б. Г. Иоганзена «К познанию пресноводных моллюсков Казыро-Можарских озер»; ближайшее познание слизняков — источника пищи, а наряду с этим и заболеваний рыбы — представляет существенное хозяйственное значение.

Две небольшие заметки рассматривают растительные объекты, и последняя, принадлежащая перу Л. А. Рагозина, посвящена интересному новому виду ископаемого двустворчатого моллюска из Кузнецкого угольного бассейна.

Оценивая сборник в целом, нельзя не признать его очень удачным. Каждая из опубликованных в нем работ заслуживает внимания специалистов, и все говорит об усердной и плодотворной работе натуралистов Западной Сибири.

Утверждая это, нельзя, однако, не остановиться на недостатках сборника. Прежде всего бо́льшая часть помещенных в нем работ принадлежит сотрудникам кафедр Томского университета. Это делает честь их активности, но говорит о том, что руководители издания, и особенно Томского отделения МОИП, слабо опираются на периферию. Им надлежит возглавить работу огромного числа натуралистов-краеведов Западной Сибири. Более того — им следует привлекать научную молодежь и краеведов гораздо шире — научное влияние Томского университета всегда было общесибирским. Они должны сделать свою работу массовой, а издаваемые ими сборники довести до рядовых краеведов страны. А для этого объем и особенно тираж сборника явно недостаточны. Приходится заключить, что организаторы этого полезного и важного дела не верят в свои силы и сами недооценивают его общественного значения. Большая сеть постоянных корреспондентов, разнообразные тематические сборники заметок, злободневная направленность публикуемых материалов, рецензии, литературные обзоры, отдел хроники — вот, как нам кажется, путь дальнейшего развития этой отрасли издательской деятельности Томского университета.

Нельзя не пожелать, чтобы другие высшие учебные заведения Сибири, следуя примеру своего старшего брата — Томского университета, также взялись бы за издание сборников мелких заметок по вопросам, охватываемым их профилями, привлекая к участию в них широкие круги трудящихся. Пользу, которую это принесет, трудно переоценить.

*В. Н. Скалон*

---

## СОДЕРЖАНИЕ

В. Н. Беклемишев. Круг естественных переносчиков трансмиссивных болезней, поражающих человека . . . . . 3
М. М. Кожов. Новые данные о жизни толщи вод озера Байкал . . . . . 17
А. Ф. Карпевич. Некоторые данные о формообразовании у двустворчатых моллюсков . . . . . 46
Г. В. Никольский. О содержании, теоретических основах и основных задачах экологии животных . . . . . 68
Б. В. Властов. К морфологии самцов коловраток из отряда Monogononta. 1. Proales daphnicola Thompson и Epiphanes senta Ehrenberg . . . . . 80
Л. А. Пономарева. Питание и распределение эуфаузид Японского моря 85
В. Н. Зильфян и Е. Л. Ананян. Роль аргасовых клещей в передаче бруцелл . . . . . 98
Е. С. Миляновский. Приспособляемость местных видов насекомых к интродуцируемым субтропическим растениям в условиях влажных субтропиков Черноморского побережья . . . . . 101
В. М. Березина. Влияние гексахлорана и ДДТ на жуков восточного майского хруща . . . . . 111
А. Ф. Крышталь. К изучению динамики энтомофауны почв и подстилки в связи с половодьем в условиях долины среднего течения р. Днепра . . . . . 120
Л. В. Воржева. Почковая листовертка (Tmetocera ocellana F.) как массовый вредитель плодовых деревьев в Восточной Сибири . . . . . 140
А. С. Рожков. Тли — вредители соснового молодняка Прибайкалья . . . . 147
В. С. Юхнева. Годовой цикл питания тазовской ряпушки (Coregonus sardinella Val.) . . . . . 158
Акад. И. И. Шмальгаузен. Развитие висцеральной мускулатуры у хвостатых амфибий . . . . . 162
М. А. Кузьмина. Материалы по экологии и морфологии темнобрюхого улара и кеклика . . . . . 175
Ф. Д. Шапошников. К экологии и морфологии алтайского северного оленя 191
Н. М. Семенов и Д. С. Резинко. Отношение малых сусликов к различным приманкам и способам их подачи . . . . . 208
Д. М. Федотов. Критический разбор основных и некоторых частных обобщений А. Н. Северцова и задачи современной морфологии животных . . . . 216

### Краткие сообщения

А. Х. Ахмеров и Е. А. Богданова. Способ приготовления микроскопических препаратов Trichodina из фиксированных рыб . . . . . 234
П. Б. Юргенсон. Новые данные по распространению красной полевки и лесного лемминга в Европейской части СССР . . . . . 235

### Рецензии

Т-00122 Подписано к печати 26. I. 1955 г. Тираж 3550 экз. Зак. 874
Формат бумаги 70×108 1/16. Бум. л. 7 1/2 Печ. л. 20,55 + 1 вкл. Уч.-изд. л. 23,6

2-я типография Издательства Академии наук СССР. Москва, Шубинский пер., 10

Цена 22 руб. 50 коп.


## ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

### КОНТОРА «АКАДЕМКНИГА»

ИМЕЮТСЯ В ПРОДАЖЕ КНИГИ:

Воробьев К. А. *Птицы Уссурийского края.* (Дальневосточный филиал). 1954. 360 стр. с илл., 21 вкл. (19 цветных). Ц. 25 р. 70 к. в переплете.

В книге даны очерк истории орнитологических исследований Уссурийского края, систематический обзор 353 птиц Приморья, общий обзор фауны птиц Уссурийского края и ее зоогеографический анализ. В приложениях — список птиц с указанием характера их пребывания и 45 карт распространения отдельных видов птиц Уссурийского края.

Дубинин Н. П. чл.-корр. АН СССР. *Птицы лесов нижней части долины реки Урал.* Часть 1. (Труды Института леса. Том XVIII). 1953. 127 стр. с илл. Ц. 7 р. 75 к.

Показано распределение птиц по долине Урала и их лесохозяйственное значение, дана экологическая оценка отдельных видов, а также прогноз заселения птицами лесов этого района.

Кириков С. В. *Птицы и млекопитающие в условиях ландшафтов южной оконечности Урала* (Институт географии). 1952. 411 стр. с илл. Ц. 19 р. 30 коп. в переплете.

Показаны: распределение птиц и млекопитающих по ландшафтам и местообитаниям; распространение и образ жизни; особенности экологии и распространения, периодические изменения среды и сезонные явления; практическое значение указанных животных.

*Памяти академика П. П. Сушкина.* Сборник статей. 1950. 406 стр. с илл., 4 вкл. Ц. 25 р. 20 к. в перпете.

Сборник составлен соответственно общему направлению работ зоогеографа-орнитолога акад. П. П. Сушкина. Вошли статьи, написанные главным образом его учениками, по вопросам морфологии и биологии птиц (приспособления к полету, миграция, зимовка, линька) — в частности малоисследованных районов СССР. Описано около 500 видов.

Шнитников В. Н. *Птицы Семиречья.* 1949. 664 стр. с илл. Ц. 39 р. 20 к. в переплете.

Сводка материала по биологии, экологии, географическому распространению птиц Семиречья. Книга иллюстрирована фотографиями экологического характера и картами географического распространения с границами ареалов многих видов.

**Книги продаются в магазинах «Академкнига»,**

**а также высылаются по почте наложенным платежом.**

**Заказы направлять по адресу:**

**Москва, ул. Куйбышева, 8. Контора «Академкнига»**